PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER - PASADENA, **E. BÜNNING** - TÜBINGEN, **A. ERNST** - ZÜRICH
H. v. GUTTENBERG - ROSTOCK, **R. HARDER** - GÖTTINGEN
W. SCHUMACHER - BONN

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

46. BAND, 4. HEFT

MIT 26 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 6. DEZEMBER 1955)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1955

Planta (Berl.)

Preis DM 19.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Otto Renner*, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 27901

46. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 4. Heft

Seite

Prell, H., Die nichtosmotische Harnstoffaufnahme und ihre Beziehung zur Wasserbilanz plasmolysierter Zellen. Mit 7 Textabbildungen 361

Betz, A., Zur Atmung wachsender Wurzelspitzen. Mit 5 Textabbildungen 381

Haupt, W., Förderung der Blütenbildung durch Hemmung der vegetativen Entwicklung. Mit 1 Textabbildung 403

Lyr, H., Vorkommen von Peroxydase bei holzzerstörenden Basidiomyceten. (Vorläufige Mitteilung.) 408

Markgraf, F., Über Laubblatt-Homologien und verwandtschaftliche Zusammenhänge bei Sarraceniales. Mit 13 Textabbildungen 414

Frenzel, B., Einige Bemerkungen zu der CO_2-Bestimmungsmethode nach Ålvik 447

Planta, Bd. 46, S. 361—380 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.

DIE NICHTOSMOTISCHE HARNSTOFFAUFNAHME UND IHRE BEZIEHUNG ZUR WASSERBILANZ PLASMOLYSIERTER ZELLEN.

Von

HERMANN PRELL.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. Juni 1955.)

Einleitung.

Über die Aufnahme und Speicherung des Wassers in Protoplasten plasmolysierter und unplasmolysierter Zellen wurde in jüngster Zeit mehrfach berichtet (BOGEN und PRELL 1953, BOGEN 1953, BOGEN und FOLLMANN 1955, PRELL 1953, 1955, HACKETT und THIMANN 1952, 1953, BONNER und Mitarbeiter 1953). Die nichtosmotische Aufnahme von Elektrolyten ist schon seit längerer Zeit bekannt (LUNDEGÅRDH 1950). Weiterhin liegen chemisch-analytische Daten über die durch 2,4-Diphenoxyessigsäure induzierte nichtosmotische Elektrolytaufnahme sowie ihre Konkurrenz mit der Wasseraufnahme vor (HANSEN und BONNER 1954, 1955). Alle diese Untersuchungen zeigten, daß an der Stoffaufnahme neben osmotischen noch nichtosmotische, in der Mehrzahl der Fälle deutlich metabolisch gesteuerte Prozesse beteiligt sind.

Die Angaben über die Aufnahme von Anelektrolyten sind etwas älteren Datums: COLLANDER und BÄRLUND (1933) bringen umfangreiches chemisch-analytisches Material über Versuche an *Chara* bei und kommen zu dem Schluß, daß keine nichtosmotischen Aufnahmevorgänge („Einflüsse vitaler Kräfte") ablaufen. Auf Grund des Versuchsmaterials über die Aufnahme von Wasser und Elektrolyten erschien uns aber eine neuerliche Überprüfung der Anelektrolytaufnahme angezeigt. Es liegen nämlich in der Literatur Angaben vor, die eine nichtosmotische Anelektrolytaufnahme sogar sichern (Zusammenfassung bei ROTHSTEIN 1954, FREY-WYSSLING 1955). Aber schon COLLANDER und BÄRLUND berichten in der oben zitierten Arbeit selbst über eine Speicherung NH_2-haltiger Substanzen aus neutralen Harnstofflösungen, die die Autoren allerdings mit einer NH_3-Aufnahme (aus bakterieller Harnstoffzersetzung herrührend) erklären, da sie bei niederem p_H unterbleibt. Ein anderer Teil der Angaben in der Literatur wurde aus plasmometrisch bestimmten Permeationskonstanten abgeleitet, d. h. aus Bestimmungen der Wasserbilanz. PRELL, BOGEN und PRELL, sowie BOGEN und FOLLMANN zeigten aber, daß die osmotische Wasser-

bilanz von einer nichtosmotischen überlagert werden kann, und daß daher plasmometrisch oder grenzplasmolytisch bestimmte Permeationskonstanten weder eine Aussage über die osmotische Wasserbewegung noch über die gesamte Stoffaufnahme ermöglichen. Eine plasmometrisch verfolgte Stoffaufnahme kann also neben osmotischen Prozessen noch nichtosmotische enthalten. Weiterhin ist eine gegenseitige Einflußnahme zwischen nichtosmotischer Wasseraufnahme einerseits und nichtosmotischer Aufnahme gelöster Substanzen andererseits möglich, wie die Konkurrenz zwischen Wasser- und Ionenaufnahme um die zur Verfügung stehende Stoffwechselenergie beweist (HANSEN und BONNER 1954, 1955).

Das Ziel der vorliegenden Untersuchungen war nun, die Aufnahme eines Anelektrolyten, des Harnstoffes, nochmals unter verschiedenen Versuchsbedingungen einer exakten Prüfung zu unterziehen, besonders im Hinblick auf nichtosmotische Aufnahmeprozesse für Harnstoff *und* Wasser. Daher verfolgten wir auf plasmometrischem Wege die Wasserbilanz und bestimmten gleichzeitig die Harnstoffaufnahme nach KJELDAHL. Zur Klärung der Beteiligung von Stoffwechselprozessen an Aufnahmevorgängen unternahmen wir Versuche mit Natriumazid (Blockierung des Cytochromsystems sowie der Phosphorylierungen).

Experimenteller Teil.

Material und Methodik. Taraxacum officinale und *Helodea densa*, Sommer 1953, Winter 1953/54, Sommer 1954; Herkunft und Präparation für plasmometrische Messungen wie bereits früher mitgeteilt (PRELL 1955). Bei den quantitativen Harnstoffbestimmungen wurden bei *Taraxacum* für jeden Versuch etwa 100 mit dest. Wasser infiltrierte Schnitte verwendet, bei *Helodea* dagegen ganze Blätter (etwa 30). Die p_H-Werte aller Lösungen (Rohrzucker, Harnstoff, Rohrzucker + Harnstoff, Rohrzucker + Harnstoff + 10^{-3} Mol Azid) lagen zwischen 6,2 und 6,6.

Messung der Wasserbilanz plasmometrisch nach HÖFLER (1934).

Bestimmung der Harnstoffaufnahme aus dem Gesamtstickstoff der Zellen als NH_3 nach KJELDAHL, Titration des überdestillierten NH_3 in einer Borsäurelösung (Endkonzentration 0,55% H_3BO_3) mit 0,005 normaler Schwefelsäure und Bromkresolgrün-Methylrot als Mischindicator. Genauigkeit der einzelnen Harnstoffbestimmung $\pm 3{,}3\ \gamma$ je 10 bis 170 γ Harnstoff, mindestens 2 Bestimmungen wurden von jeder Probe gemacht.

Verwendete Substanzen: Rohrzucker, Handelsware; Harnstoff, Merck krist.; NaN_3, Merck, ohne Angabe des Reinheitsgrades. Alle Lösungen wurden mit doppelt destilliertem Wasser, davon einmal über Quarz, angesetzt.

Ergebnisse.

1. Die Harnstoffaufnahme in unplasmolysierte Zellen.

a) Quantitative Bestimmung der Harnstoffaufnahme. Wie die Abb. 1 zeigt, wird der Harnstoff in Zellen von *Taraxacum* (0,500 molare Lösung) und *Helodea* (0,250 Mol; 0,500 Mol töteten die Zellen innerhalb 2 Std)

gespeichert. Der Konzentrationsausgleich wird in allen Fällen überschritten, und der Speicherungsprozeß ist selbst nach 12 Std noch nicht abgeschlossen. So ist bei *Taraxacum* nach 24 Std eine Speicherung von mehr als 30% zu verzeichnen, ohne daß der Prozeß abgeschlossen zu sein scheint. Vor der Behandlung mit Harnstoff 11 Std gewässerte Schnitte (dest. Wasser) zeigen bei *Taraxacum* innerhalb der ersten 2—3 Std eine wesentlich schnellere Harnstoffaufnahme und -speicherung als ungewässerte. Nach dieser „Anfangsphase" verläuft jedoch die weitere

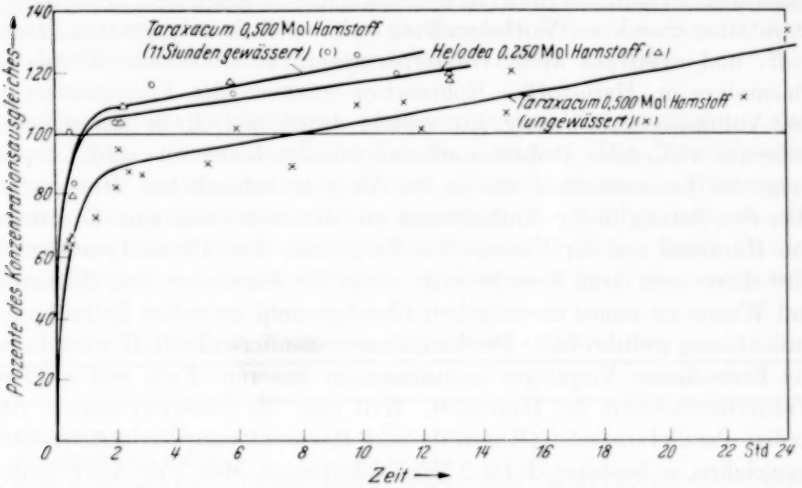

Abb. 1. *Taraxacum officinale* und *Helodea densa*. Aufnahme von Harnstoff (0,500 bzw. 0,250 Mol) in unplasmolysierte Schnitte. *Taraxacum* ungewässert (×), 6 Versuche; *Taraxacum* 11 Std gewässert (○), 2 Versuche; *Helodea* (△), 2 Versuche.

Harnstoffaufnahme mit praktisch gleicher Geschwindigkeit wie in der Kontrolle, unabhängig davon, wieviel Harnstoff in der Anfangsphase in die Zelle gelangte. Dieser Kurvenverlauf ist typisch für beide Objekte unter den verschiedensten Versuchsbedingungen (Wässerung; Azidgaben s. unten).

Die Interpretationsmöglichkeit der starken Speicherung als Adsorption des Harnstoffes an der Zellwand ließ sich dabei ausschließen. Sowohl Agarblöcke (2%) als auch getrocknete Schnitte von *Taraxacum* zeigen einen rapiden Konzentrationsausgleich innerhalb 15—30 min; in den folgenden 25 Std stieg der Harnstoffgehalt höchstens noch um 5%. Ebenfalls ließ sich in Zellen von *Taraxacum* keine Ureaseaktivität nachweisen (Messung im Warburg-Apparat bei 37° C, p_H 7,2, anschließend Kippen von 10% H_2SO_4); Bogen (1938) berichtet über gleiche Ergebnisse. Eine Salzbildung des Harnstoffs mit sauren Gruppen in der Zelle dürfte kaum in Frage kommen. Seine Dissoziationskonstante ist praktisch ebenso niedrig wie die des Wassers ($1{,}5 \cdot 10^{-14}$); die 0,500 molaren Lösungen hatten dementsprechend einen p_H von 6,0—6,5.

b) Plasmometrische Bestimmung der Wasserbilanz. Die Schnitte von *Taraxacum* und *Helodea* wurden nach 11stündiger Vorbehandlung in

reiner Harnstofflösung (0,500 bzw. 0,250 Mol) in eine Mischlösung von Harnstoff (gleiche Konzentration wie in der Vorbehandlung) und einer plasmolysierend wirkenden Rohrzuckerkonzentration (zwischen 0,400 und 0,800 Mol) übertragen und auf ihren Plasmolysegrad hin vermessen. Der Wert des niedrigsten Plasmolysegrades (Beendigung der Protoplastenkontraktion) wurde aus fortlaufenden Messungen graphisch interpoliert. Bis in den mit Harnstoff behandelten Zellen dieser Punkt erreicht ist, vergehen bei manchen Schnitten viele Stunden (2,5—10 Std gegenüber 40 min bei den Kontrollen ohne Harnstoff). Der Grund ist in einer durch die Vorbehandlung sehr stark herabgesetzten Harnstoff- und eventuell auch Wasserpermeabilität zu sehen. Denn bei Plasmolyse in Harnstoff + Rohrzucker erfahren die Protoplasten ja eine Volumenverkleinerung, die jeweils durch die Größe der plasmolysierend wirkenden Rohrzuckerkonzentration bestimmt wird. Dabei steigt die Konzentration des in der Vacuole befindlichen Harnstoffes über den Betrag in der Außenlösung an, was seinerseits eine Exosmose von Harnstoff aus der Vacuole zur Folge hat. Der Plasmolysevorgang wird daher erst dann beendet sein, wenn die Exosmose von Harnstoff und Wasser zu einem osmotischen Gleichgewicht zwischen Zellsaft und Außenlösung geführt hat. Der langsamer exosmierende Stoff wird dabei das Ende dieses Vorganges bestimmen, in unserem Falle mit größter Wahrscheinlichkeit der Harnstoff. Will man die Plasmolysegrade der beiden Parallelversuche (Kontrolle und Harnstoffversuch) miteinander vergleichen, so bestehen dafür 2 Möglichkeiten: 1. Man mißt die Plasmolysegrade der Kontrolle und der Harnstoffreihe jeweils im Stadium der stärksten Kontraktion, d. h. also nach *verschiedener* Plasmolysedauer (Kontrolle nach 40 min, Harnstoffversuch nach 2,5—10 Std). Es ergeben sich dabei im Harnstoffversuch höhere Plasmolysegrade (Tabelle 1, Spalte 1, $G_{o\,\mathrm{Ktr}}$ und Spalte 3, $G_{n\,\mathrm{Ha}}$). 2. Beide Versuchsgruppen werden zu dem Zeitpunkt verglichen, an dem der Harnstoffversuch jeweils die stärkste Kontraktion erreicht hat. Dann mißt man also nach *gleicher* Versuchszeit, und es ergeben sich nun praktisch gleiche Plasmolysegrade in Kontrolle und Harnstoffversuch (Tabelle 1, Spalte 2, $G_{n\,\mathrm{Ktr}}$ und Spalte 3, $G_{n\,\mathrm{Ha}}$). Die Erhöhung des Plasmolysegrades in der Kontrolle (nach Beendigung der Kontraktion) ist nun die Folge einer nichtosmotischen Wasseraufnahme (PRELL 1955, ΔV_K). Da aber der Plasmolysegrad der Kontrolle nach einigen Stunden mit einer beträchtlichen nichtosmotischen Wasseraufnahme nicht größer ist als der der Harnstoffparallelen, ist anzunehmen, daß diese die gleiche nichtosmotische Wasseraufnahme ausführen, nur wird sie infolge der entgegengerichteten osmotischen Wasserbewegung während der verlängerten Plasmolysezeit (d. h. die Zeit bis der niedrigste Plasmolysegrad erreicht ist) nicht so augenfällig. Daß die mit Harnstoff vorbehandelten Zellen

Tabelle 1. *Taraxacum officinale und Helodea densa.*

	1	2	3
	$G_{o\,\mathrm{Ktr}}$	$G_{n\,\mathrm{Ktr}}$	$G_{n\,\mathrm{Ha}}$
Taraxacnm	0,638	0,697	0,698
Helodea	0,574	0,591	0,592

Vergleich der Mittelwerte der Plasmolysegrade der Kontrollen nach 40 min ($G_{o\,\mathrm{Ktr}}$) und n Minuten [($G_{n\,\mathrm{Ktr}}$); n ist die Zeit, in der bei den mit Harnstoff behandelten Parallelen die Protoplastenkontraktion beendet ist]. Plasmolysegrad der 11 Std mit Harnstoff vorbehandelten Schnitte bei beendeter Protoplastenkontraktion: $G_{n\,\mathrm{Ha}}$. *Taraxacum* 0,500 Mol Harnstoff, 8 Versuche mit je 13 Zellen; *Helodea* 0,250 Mol Harnstoff, 8 Versuche mit je 11 bzw. 12 Zellen.

bei Plasmolyse wirklich eine nichtosmotische Wasseraufnahme ausführen, läßt sich an Hand der Tabelle 2 zeigen. Die Plasmolysezeit ist nämlich um so kürzer, je stärker die nichtosmotische Wasseraufnahme des jeweils verwendeten Materials ist, welche man an der Volumenzunahme der Kontrolle (ohne Harnstoff) ablesen kann. Es wird also schneller der Punkt erreicht, an dem sich die Volumen*abnahme*

Tabelle 2. *Taraxacum officinale und Helodea densa.*

	Taraxacum				*Helodea*			
Nichtosmotische Wasseraufnahme innerhalb 1 Std (ΔV_K) .	0,020	0,018	0,009	0,006	0,012	0,009	0,006	0,003
Plasmolysezeit der mit Harnstoff vorbehandelten Zellen in Stunden.	3,3	3,5	8	10	2,5	4	5	7

Vergleich der mittleren stündlichen nichtosmotischen Wasseraufnahme (ΔV_K) der Kontrollen (ohne Harnstoff) mit der Plasmolysezeit der in Harnstoff vorbehandelten Zellen (*Taraxacum* 0,500 Mol, *Helodea* 0,250 Mol).

infolge Harnstoff- und Wasserexosmose und Volumen*zunahme* infolge der nichtosmotischen Wasseraufnahme kompensieren (damit braucht aber die Harnstoffexosmose noch nicht völlig abgeschlossen zu sein). Nach Erreichen dieses Minimumwertes dehnt sich der Protoplast wieder aus, und zwar mit der gleichen Geschwindigkeit wie in der Kontrolle (Abb. 2). Darüberhinaus führte ein Versuch unter Zusatz des Inhibitors der nichtosmotischen Wasseraufnahme (Azid 10^{-3} Mol), zum Plasmolyticum (Rohrzucker + Harnstoff) gegenüber der Parallele ohne Azid zu einem langsameren Erreichen der „perfekten" Plasmolyse, und die anschließende Wiederausdehnung war nur sehr gering. Ein weiterer Hinweis, daß eine nichtosmotische Wasseraufnahme die osmotischen Vorgänge überlagert.

Die Harnstoffvorbehandlung bzw. Speicherung während der Vorbehandlung hat also im Vergleich mit der Kontrolle weder die Fähigkeit der Zellen zur nichtosmotischen Wasseraufnahme noch die bereits vorhandene nichtosmotische Wasserführung der Zelle beeinträchtigt. Variiert man allerdings die Harnstoffkonzentration, so kommt man in Bereiche, in denen der Harnstoff die nichtosmotische Wasserführung verringert, während die Kontrollparallelen in allen Fällen eine erhöhte Wasserführung zeigen. So wird bei *Taraxacum* die Wasserführung durch

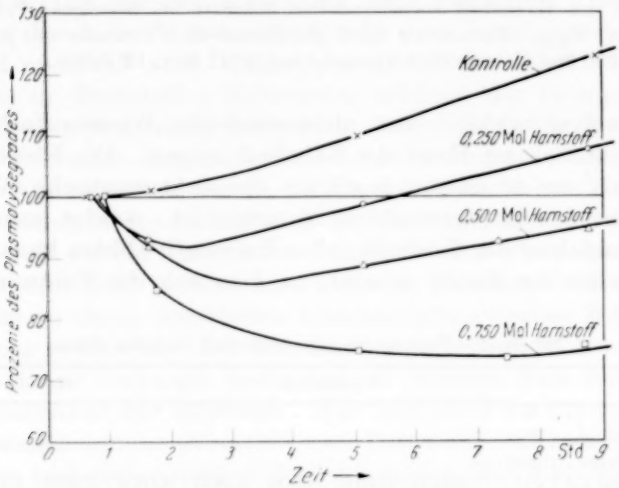

Abb. 2. *Taraxacum officinale.* Verlauf eines Plasmolyseversuches (Rohrzucker + Harnstoff) mit Zellen, die vorher 11 Std in destilliertem Wasser (Kontrolle), 0,250 Mol, 0,500 Mol oder 0,750 Mol Harnstoff vorbehandelt worden waren.

Harnstoffkonzentrationen von 0,750 und 1,000 Mol herabgesetzt, während 0,250 und 0,500 Mol im Vergleich mit der Kontrolle praktisch ohne Einfluß bleiben (Tabelle 3).

Es könnte nun eingewendet werden, daß während der Plasmolyse sämtlicher gespeicherte Harnstoff die Zelle verläßt und somit bei unserer Bestimmung der Wasserbilanz gar kein gespeicherter Harnstoff mehr im Spiele ist. Zur Prüfung dieser Frage bestimmten wir an *Helodea* den aus 0,250 molarer Lösung innerhalb 12 Std aufgenommenen Harnstoff, plasmolysierten anschließend in 0,250 molarer Harnstofflösung + 0,750 bzw. 0,400 Mol Rohrzucker und führten mit fortschreitender Zeit weitere Harnstoffbestimmungen in den Schnitten aus. In Tabelle 4 ist ein solcher Versuch wiedergegeben. Bei der Beurteilung der Harnstoffwerte ist zu bedenken, daß bei 0,750 Mol Rohrzucker nach 6,3 und 11,9 Std noch ein Plasmolysegrad von etwa 0,5—0,7 besteht, der wahre Harnstoffwert im Protoplasten also noch wesentlich höher liegen dürfte (im Vorraum ist ja die gleiche Konzen-

Tabelle 3. *Taraxacum officinale.*

1	2	3	4
Harnstoffkonzentration Mol	Zeit Std	Plasmolysegrad in Harnstoff und Rohrzucker	Zur gleichen Zeit gemessener Plasmolysegrad der Kontrolle in Rohrzucker
0,000	0,5	—	0,635
0,250	2,5	0,648	0,665
0,500	3,4	0,691	0,683
0,750	6,5	0,576	0,756
1,000	10,0	0,581	0,843

Vergleich der mittleren Plasmolysegrade von 26 bzw. 13 Zellen mit und ohne Harnstoffzusätzen während der Vorbehandlung (11 Std) und der Rohrzuckerplasmolyse. Spalte 1: Konzentration des Harnstoffes in Vorbehandlung und Rohrzuckerplasmolytikum. Spalte 2: Zeitpunkt der Messungen nach Versuchsbeginn. Bei den mit Harnstoff behandelten Schnitten sind diese Zeiten zugleich die Plasmolysezeiten der Schnitte in den jeweils verschiedenen Konzentrationen Harnstoff, d. h. also die Zeiten bis zur Erreichung des kleinsten Protoplastenvolumens. Spalte 3: Plasmolysegrade bei abgeschlossener Plasmolyse (kleinstes Protoplastenvolumen, Plasmolysezeit) der jeweils mit den verschieden konzentrierten Harnstofflösungen behandelten Zellen. Spalte 4: Plasmolysegrad der Kontrollzellen ohne Harnstoffbehandlung.

Tabelle 4. *Helodea densa.*

	Vorbehandlung 0,250 Mol Harnstoff	Plasmolyse in 0,250 Mol Harnstoff + 0,400 Mol Rohrzucker				Plasmolyse in 0,250 Mol Harnstoff + 0,750 Mol Rohrzucker			
Zeit (Stunden)	12,9	0,5	2,0	6,0	11,8	0,6	2,0	6,3	11,9
Prozente des Konzentrationsausgleiches	119	114	114	115	115	136	115	114	109

Vorbehandlung 12,9 Std in 0,250 Mol Harnstofflösung. Danach Plasmolyse in 0,250 Mol Harnstoff + 0,400 bzw. 0,750 Mol Rohrzucker. Die Speicherung wurde in Prozenten des Wertes bei Konzentrationsausgleich (= 100%) angegeben und für den gesamten Schnitt, nicht für die plasmolysierten Protoplasten berechnet. Näheres s. Text.

tration wie in der Außenlösung); bei 0,400 Mol Rohrzucker dagegen war bereits nach 6,0 bzw. 11,8 Std meist völlige Deplasmolyse erreicht, und die Harnstoffspeicherung entspricht etwa dem Wert vor der Plasmolyse. In den Zellen waren hier kleine, stark aufgequollene und etwas stärker als die Umgebung lichtbrechende Körperchen zu sehen (gequollene Mitochondrien oder Mikrosomen ?), sowie teilweise auffällig rege Plasmaströmung. — Beim Einlegen in das Plasmolytikum ändert

sich zunächst etwas der Harnstoffgehalt der Schnitte: bei 0,400 Mol sinkt er infolge der mit dem Turgorverlust verbundenen Volumenverkleinerung des ganzen Schnittes von 119 auf 114%; bei 0,750 Mol überdeckt ein kurzzeitiger, vorübergehender Anstieg (von 119 auf 136%) — verursacht durch die *starke* Plasmolyse, der die Harnstoffexosmose (s. S. 364) nicht so schnell folgen kann — diese Wirkung des Turgorverlustes. In beiden Versuchen zeigen die weiteren Werte, daß die Speicherung während der 12stündigen Plasmolyse bestehenbleibt. Wir sind also tatsächlich berechtigt zu sagen, daß der in unplasmolysierten Zellen gespeicherte Harnstoff die Wasserbilanz bei anschließender Plasmolyse nicht beeinflußt.

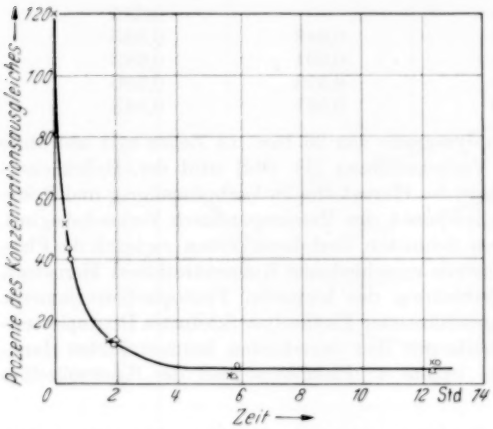

Abb. 3. *Taraxacum officinale.* Exosmose von Harnstoff (gespeichert nach 15 Std Aufenthalt in 0,500 Mol Harnstofflösung) in destilliertes Wasser ohne (×) und mit Azidzusatz [(○) $1 \cdot 10^{-4}$ Mol, (△) $5 \cdot 10^{-4}$ Mol].

c) Analytische Bestimmung der Harnstoffaufnahme bei Gegenwart von Azid. Wir konnten zeigen, daß der Harnstoff in Zellen gespeichert wird und weiterhin, daß der gespeicherte Harnstoff, falls die gebotenen Lösungen nicht mehr als 0,500 Mol Harnstoff enthielten, die nichtosmotische Wasserbilanz eines plasmolysierten Protoplasten unbeeinflußt läßt. Es lag nun die Vermutung nahe, daß der Prozeß der Speicherung in gleicher Weise wie die nichtosmotische Wasseraufnahme von metabolischen Prozessen gesteuert wird. Zur Prüfung dieser Frage bestimmten wir die Harnstoffaufnahme bei Zusätzen von Azid ($1 \cdot 10^{-4}$, $5 \cdot 10^{-4}$ Mol; $1 \cdot 10^{-3}$ Mol in Kombination mit 0,500 Mol Harnstoff führte schon nach 5—8 Std zum Zelltode, so daß auf diese Konzentration verzichtet werden mußte). Die Versuchsergebnisse an *Taraxacum* (Abb. 4) zeigen eine deutliche Herabsetzung der Harnstoffaufnahme bei Azidzusatz innerhalb der ersten 2—3 Std. Danach verläuft die Harnstoffaufnahme, wie die völlig parallelen Kurven zeigen, in allen Versuchen mit gleicher Geschwindigkeit über den Konzentrationsausgleich hinaus. In den beiden Parallelversuchen mit und ohne Wässerung setzten $5 \cdot 10^{-4}$ Mol Azid die Harnstoffaufnahme in der 2—3stündigen „Anfangsphase" herab, während $1 \cdot 10^{-4}$ Mol praktisch wirkungslos waren. In einem 4 Wochen früher durchgeführten Versuch [Abb. 4 (×)] wirkten aber bereits $1 \cdot 10^{-4}$ Mol ohne vorhergehende Wässerung deutlich

hemmend auf die Aufnahme. Die Kontrolle dieses Versuches zeigte aber ebenfalls eine geringere Harnstoffaufnahme. Das beweist, daß die nichtosmotische Harnstoffaufnahme sowie ihre Blockierung durch Azid von der jeweiligen physiologischen Aktivität der Pflanze abhängt. Daß das Azid übrigens nicht die Harnstoffpermeabilität, d. h. also den osmotischen Durchtritt durch die Grenzschichten des Plasmas beeinflußt, läßt sich leicht zeigen. Die Geschwindigkeit der Harnstoffexosmose aus Schnitten, die Harnstoff gespeichert hatten, wird bei

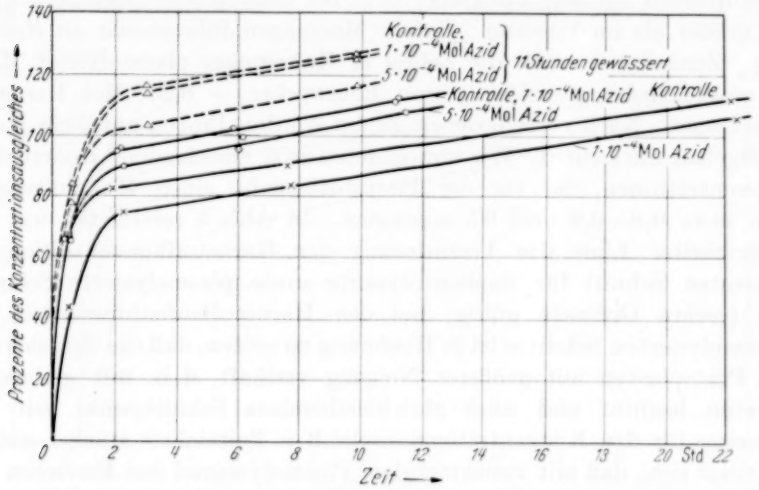

Abb. 4. *Taraxacum officinale.* Harnstoffaufnahme in unplasmolysierte Zellen aus Harnstofflösungen (0,500 Mol) ohne und mit Azidzusatz ($1 \cdot 10^{-4}$ und $5 \cdot 10^{-4}$ Mol). Die Harnstoffaufnahmewerte aus Parallelversuchen sind mit gleichen Zeichen (×, ○, △) markiert.

Zusatz von Azid im Vergleich mit der Kontrolle ohne Azid in keiner Weise verändert (Abb. 3).

Aus den Versuchen können wir also ableiten, daß die Harnstoffaufnahme bei Versuchsbeginn durch Azid analog der nichtosmotischen Wasseraufnahme gehemmt wird. Da das Azid die Permeabilität nicht herabsetzt, müssen wir schließen, daß der osmotischen Harnstoffaufnahme eine nichtosmotische überlagert ist, die in den ersten 2—3 Std durch Azid gehemmt werden kann. Die weitere Harnstoffaufnahme läuft in unseren Versuchen allerdings auch bei Azidanwesenheit mit gleicher Geschwindigkeit wie in den Kontrollen weiter, nur von einem entsprechend tieferen Niveau ausgehend.

2. Die Harnstoffaufnahme in plasmolysierte Zellen.

a) Analytische Bestimmung der Harnstoffaufnahme. In bereits plasmolysierten Protoplasten ist eine Harnstoffbestimmung experimentell nur dann möglich, wenn gleichzeitig auch der Plasmolysegrad

aller verarbeiteten Schnitte genau bekannt ist. Leider standen uns für eine solche Untersuchung keine Mittel zur Verfügung. Eine einfache Harnstoffbestimmung in plasmolysierten Schnitten ohne Rücksicht auf den jeweiligen Plasmolysegrad ist jedoch dann sehr wohl brauchbar, wenn man die Geschwindigkeit der Harnstoffaufnahme bis zum Konzentrationsausgleich bestimmen will. Denn bei Konzentrationsausgleich ist ja im ganzen Schnitt, d. h. im Protoplasten sowie im Vorraum und in der Zellwand die Konzentration gleich; vorher war sie im Protoplasten kleiner, hinterher, d. h. bei einsetzender Speicherung, ist sie größer als im Vorraum. Solche Messungen führten wir an *Helodea* aus. Zunächst wurden die Zellen in Rohrzucker plasmolysiert, dann in eine Kombinationslösung von Rohrzucker + 0,250 Mol Harnstoff übertragen. Nach verschiedenen Zeiten wurden Proben auf ihren Harnstoffgehalt untersucht. Wir verwendeten zwei verschiedene Rohrzuckerkonzentrationen, die vor der Harnstoffzugabe einen Plasmolysegrad von etwa 0,8—0,9 und 0,5 erzeugten. In Abb. 5 zeichneten wir mit gestrichelter Linie die Veränderung der Harnstoffkonzentration im gesamten Schnitt für unplasmolysierte sowie plasmolysierte Schnitte ein (rechte Ordinate gültig; bei den Harnstoffaufnahmewerten der plasmolysierten Schnitte ist in Rechnung zu setzen, daß die Speicherung im Protoplasten mit größerer Neigung verläuft, d. h. mit geringeren Werten beginnt und nach gleichbleibendem Schnittpunkt mit der Abszisse für den Konzentrationsausgleich je Zeiteinheit stärker steigt). Es zeigt sich, daß mit zunehmendem Plasmolysegrad das Erreichen des Konzentrationsausgleiches ganz erheblich verzögert wird. Bei unplasmolysierten Schnitten wird der Konzentrationsausgleich erreicht und überschritten nach knapp 2 Std, beim Plasmolysegrad 0,8—0,9 nach 9 Std, bei 0,5 sogar überhaupt nicht innerhalb der Versuchszeit von 12 Std. Vor allem wird von dieser Verzögerung wieder die 2 bis 3stündige „Anfangsphase" betroffen. Es ist wenig wahrscheinlich, daß der Verlauf der Harnstoffaufnahme (auch unter Berücksichtigung der für plasmolysierte Zellen bei unserem Meßverfahren nötigen Korrektur) einen echten osmotischen Konzentrationsausgleich darstellt. Denn nach dem raschen Anstieg in der „Anfangsphase" verläuft die Kurve völlig gradlinig von Werten unter „osmotischem Konzentrationsausgleich" bis über diesen hinaus (Abb. 5, *G* 0,8—0,9). Inwieweit an der Verzögerung die osmotische Komponente der Harnstoffaufnahme beteiligt ist (Verringerung der Permeabilität durch Plasmolyse, SCHMIDT 1936), können wir nicht mit Sicherheit entscheiden.

b) Bestimmung der Wasserbilanz. Die Wasserbilanz bei Harnstoffaufnahme in plasmolysierte Protoplasten bestimmten wir plasmometrisch, zunächst an *Helodea*. Wir übertrugen die mit verschiedenen Rohrzuckerkonzentrationen zu 3 verschiedenen Plasmolysegraden (0,81,

0,48—0,61 und 0,41) plasmolysierten Schnitte in eine Kombinationslösung von Rohrzucker (gleiche Konzentration wie in der Vorbehandlung) + 0,250 Mol Harnstoff und verfolgten die Änderung des Protoplastenvolumens mit fortschreitender Zeit. Gelangt die in Rohrzucker plasmolysierte Zelle in die Kombinationslösung mit Harnstoff, so wird sie sich infolge des erhöhten osmotischen Wertes der Außenlösung zunächst

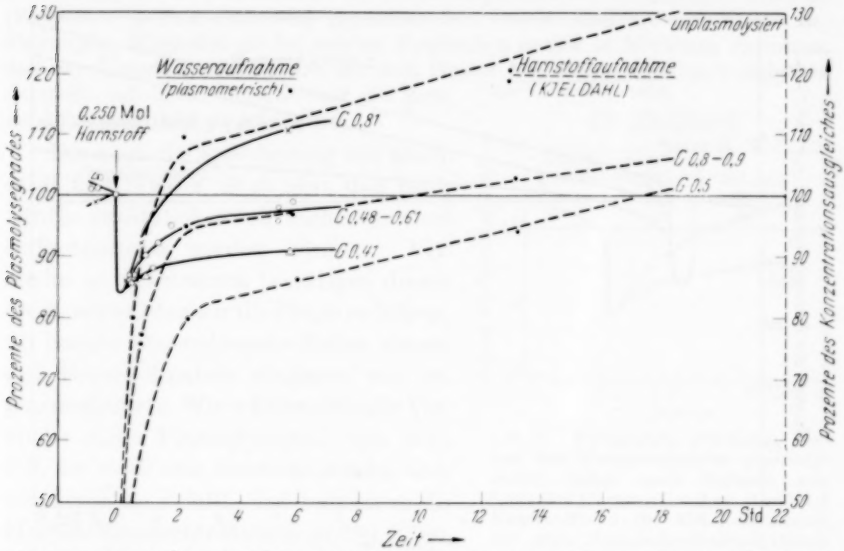

Abb. 5. *Helodea densa*. Linke Ordinate und ausgezogene Kurven: Wasseraufnahme in plasmolysierte Protoplasten verschiedener Plasmolysegrade nach Zufügung von 0,250 Mol Harnstoff zum Rohrzuckerplasmolytikum. Rechte Ordinate und gestrichelte Kurven: Analytisch bestimmte Harnstoffaufnahme in unplasmolysierte und plasmolysierte Zellen verschiedener Plasmolysegrade (nähere Erklärung s. Text). Rechter und linker Ordinatenmaßstab sind nicht miteinander vergleichbar; sie haben als gemeinsame Abszisse nur die 100 % Linie.

kontrahieren und anschließend nach Maßgabe der osmotischen Harnstoffaufnahmegeschwindigkeit wieder ausdehnen. Erreicht sie nach der Harnstoffaufnahme ihren ursprünglichen Plasmolysegrad wieder, dann stellt die Kontraktion und Wiederausdehnung nur eine osmotische Wasserbewegung dar. Übersteigt die sich neu einstellende Wasserbilanz den Ausgangswert, so erkennen wir daran den Ablauf einer nichtosmotischen Wasseraufnahme. Erreicht sie ihn nicht, ist entweder die Harnstoffpermeation noch nicht abgeschlossen (und mit ihr die osmotische Wasseraufnahme) oder die nichtosmotische Wasserführung wurde durch den Harnstoffeinfluß herabgesetzt. In Abb. 5, ausgezogene Kurven (linke Ordinate gültig), haben wir einen solchen Versuch aufgetragen. Wir setzten in der graphischen Darstellung den Plasmolysegrad unmittelbar vor der Harnstoffzufügung gleich 100 und drückten

alle folgenden Werte in Prozenten davon aus. Es zeigt sich, daß die Wasseraufnahme, ebenso wie die Harnstoffaufnahme, durch stärkere Plasmolyse gehemmt wird (vgl. *G* 0,81 mit 0,48—0,61 und 0,41). Während jedoch die Wasseraufnahme bei einem Plasmolysegrad von 0,81 innerhalb knapper 2 Std die Bruttobilanz wieder erreicht und infolge nichtosmotischer Wasseraufnahme überschreitet, kommt der

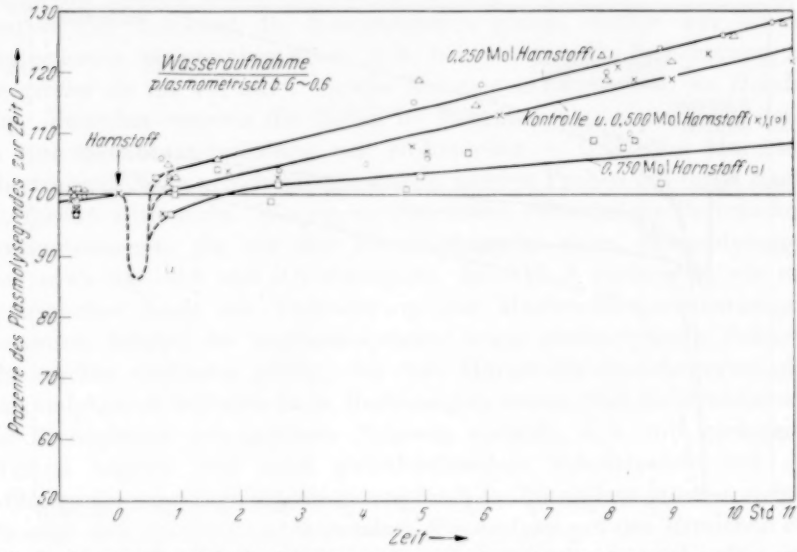

Abb. 6. *Taraxacum officinale*. Wasseraufnahme in plasmolysierte Protoplasten nach dem Zufügen verschiedener Harnstoffkonzentrationen (0,250 Mol (△), 0,500 Mol (○) und 0,750 Mol (□)] zum Rohrzuckerplasmolytikum.

Harnstoffgehalt der Zellen (Abb. 5, rechte Ordinate) bei einem Plasmolysegrad von 0,8—0,9 erst nach 9 Std zu einem Wert, der einem osmotischen Konzentrationsausgleich entspricht. Bei niedrigerem Plasmolysegrad liegen die Verhältnisse prinzipiell ähnlich. Es ergibt sich also ein „Vorauseilen" der Wasseraufnahme vor der Harnstoffaufnahme. Da jedoch die *osmotische* Wasseraufnahme nur nach Maßgabe der ebenfalls osmotischen Harnstoffaufnahme erfolgen kann, beweist das „Vorauseilen" den Ablauf eines zusätzlichen, d. h. nichtosmotischen Aufnahmeprozesses für Wasser. Der Harnstoff hemmt also die nichtosmotische Wasseraufnahme nicht, sie verläuft sogar auffällig schnell.

Der Harnstoff konnte, wie wir sahen, auch in plasmolysierte Zellen nichtosmotisch aufgenommen werden. Auf Grund unserer bisherigen Vergleichsbasis eilt nun die nichtosmotische Wasseraufnahme nicht nur der osmotischen, sondern auch der nichtosmotischen Harnstoffaufnahme voraus. Wir möchten jedoch auf einen Einwand gegen einen solchen Vergleich sowie daraus folgende Schlüsse aufmerksam machen. Wir vergleichen dabei nämlich zwei völlig verschiedene Maßsysteme. Gelöste Stoffe in einem „osmotischen" System [Konzentration =

variable Anzahl von Harnstoffmolekülen in einem (Lösungs-)Volumen] auf der einen Seite, und Wasser einfach als Volumen, also nicht als Molekülzahl je Volumen, auf der anderen Seite. Bei der Annahme des Ablaufes der nichtosmotischen Aufnahme als carrier-Prozeß, mit dem auch Wasser aufgenommen werden könnte, müßte dann unter anderem auch die absolute Zahl der gebotenen Moleküle in Betracht gezogen werden. Das würde dann natürlich zu anderen Gleichgewichtsformulierungen führen als denen auf osmotischer Basis und damit auch zu anderer Beurteilung der Empfindlichkeit der Aufnahmeprozesse für verschiedene Moleküle (Wasser — gelöste Substanz) gegenüber den Stoffwechsel beeinflussenden Bedingungen. Weiterhin ist bei solchen Vergleichen immer in Rechnung zu setzen, daß der Harnstoff im Vergleich mit dem Wasser eine relativ zellfremde Substanz darstellt, auf deren Verarbeitung die Zelle zunächst gar nicht eingestellt ist.

Die mögliche Speicherung von Harnstoff und Wasser zeigt also, daß beide Stoffe zusätzlich auch nichtosmotisch aufgenommen werden können. Versuche an *Taraxacum* bestätigen dieses. Dort versuchten wir die Frage zu klären, ob bereits plasmolysierte Zellen ebenso auf Harnstoffgaben reagieren wie unplasmolysierte. Wir wählten für alle Versuche einen Plasmolysegrad von etwa 0,6, der noch eine nichtosmotische Wasseraufnahme zuläßt, und variierten die Harnstoffkonzentrationen (0,250, 0,500, 0,750 Mol); alle Schnitte wurden vor der Plasmolyse 10 Std gewässert. Der Einfluß des Harnstoffs ist ähnlich wie in den Versuchen an unplasmolysierten Zellen: 0,750 Mol beeinträchtigen die Wasserführung, und 0,500 Mol lassen sie unbeeinflußt (Werte gleich der Kontrolle). Bei 0,250 Mol zeigt sich jedoch eine Förderung der Wasseraufnahme. Ein orientierender Versuch unter Zugabe von 10^{-3} Mol Azid zur Kombinationslösung Rohrzucker + 0,500 Mol Harnstoff zeigt übrigens eine ganz gleichartige Hemmung der Wasseraufnahme durch das Azid wie in Versuchen ohne Harnstoff (Prell 1955). Damit wird unsere Argumentierung bestätigt, daß ein Teil der Wasseraufnahme in diesem Harnstoffversuch nichtosmotischer Natur ist (Abb. 7). Wir erhalten somit bei der Harnstoffaufnahme in bereits plasmolysierte Protoplasten das gleiche Bild wie bei Harnstoffaufnahme in unplasmolysierte Zellen mit anschließender Plasmolyse in Rohrzucker + Harnstoff (s. S. 366): nur bei Konzentrationen über 0,500 Mol vermag der Harnstoff die nichtosmotische Wasseraufnahme zu blockieren; bei geringeren Konzentrationen laufen beide nichtosmotischen Aufnahmeprozesse ungehindert nebeneinander her.

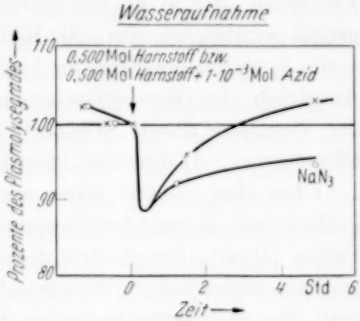

Abb. 7. *Taraxacum officinale.* Verlauf der Wasseraufnahme plasmolysierter Zellen nach Zufügen von 0,500 Mol Harnstoff(×) bzw. 0,500 Mol Harnstoff + $1 \cdot 10^{-3}$ Mol Natriumazid (○) zum Rohrzuckerplasmolytikum.

Diskussion.

Die vorstehend mitgeteilten Versuchsergebnisse zeigen, daß bei der Aufnahme von Wasser und Harnstoff osmotische und nichtosmotische Vorgänge gleichzeitig ablaufen. Wir konnten sie einzeln identifizieren durch die Veränderung der Außenbedingungen (Plasmolysegrad, Harnstoffkonzentration, Azidgaben).

Da wir in unseren Versuchen mit relativ starkem osmotischen Konzentrationsgefälle arbeiteten, waren zunächst einfache osmotische Aufnahmevorgänge zu erwarten. Unser Interesse galt jedoch denjenigen Prozessen, die nicht als einfache osmotische Aufnahmevorgänge aufgefaßt werden können. Als Kriterium für solche Vorgänge werteten wir 1. die Speicherung einer im Außenmedium gebotenen Substanz über den Ausgleich des Konzentrationsgefälles hinaus, 2. die Beeinflußbarkeit der Vorgänge durch Stimmulierung und Blockierung des Stoffwechsels (Wässerung; Azidgaben, Plasmolyse).

Über den Ablauf einer *nichtosmotischen Wasseraufnahme* bei ausgeglichenen Konzentrationspotentialen berichteten BOGEN (1953) und PRELL (1955). Der Ablauf dieses Prozesses ist auch möglich bei gleichzeitiger osmotischer Wasseraufnahme oder -abgabe, d. h. also, wenn man die Konzentration des Rohrzuckerplasmolytikums erhöht und anschließend wieder erniedrigt (*Oenothera*, BOGEN und PRELL; *Taraxacum*, PRELL). In den vorliegenden Versuchen wurde die osmotische Wasserbewegung durch Harnstoffpermeation ausgelöst, und wiederum wurde die nichtosmotische Wasseraufnahme davon nicht beeinträchtigt. Bedingung war lediglich, daß die Harnstoffkonzentration unterhalb eines Wertes blieb, der eine allgemeine Zellschädigung verursacht. Die nichtosmotische Wasseraufnahme war bei *Helodea* an dem „Vorauseilen" der Wasseraufnahme vor der analytisch bestimmten Harnstoffaufnahme zu erkennen (Abb. 5). Bei *Taraxacum* ließ sich zeigen, daß die neben osmotischer Harnstoff- und Wasseraufnahme einhergehende nichtosmotische Wasseraufnahme bzw. Wasserspeicherung durch Azidgaben zu blockieren ist (Abb. 7). Schließlich beweisen die Plasmolyseversuche an mit Harnstoff vorbehandelten Zellen, daß eine nichtosmotische Wasseraufnahme selbst bei gegenläufiger osmotischer Wasserabgabe möglich ist (*Taraxacum* und *Helodea*, Tabelle 1).

Die *nichtosmotische Harnstoffaufnahme* konnte an Hand der Speicherung in *Helodea* und *Taraxacum* einwandfrei ermittelt werden.

Unsere Zellen speicherten den Harnstoff aus Lösungen mit einem p_H von 6,2—6,6, also etwa den gleichen p_H-Bereichen, in denen COLLANDER und BÄRLUND eine Speicherung NH_2-haltiger Verbindungen in Zellen von *Chara* beobachteten. Sie erklärten den Befund damit, daß der Harnstoff in der Lösung durch bakterielle Einwirkung in CO_2 und NH_3 gespalten und der Ammoniak von der Zelle aufgenommen worden sei, wodurch über den Konzentrationsausgleich für Harnstoff hinaus NH_3-Stickstoff in die Zelle gelangt sei. Die Autoren stützen die Annahme

mit der Beobachtung, daß aus sauren Lösungen keine Harnstoffspeicherung erfolgt. Wir halten es für sehr wohl möglich, daß der Harnstoff aus neutralen Lösungen in Zellen von *Chara* gespeichert wird, in sauren Lösungen jedoch der Speicherungsprozeß durch die Blockierung der entsprechenden Aufnahmeprozesse unterbunden wird. In unseren Versuchen kann die Harnstoffspeicherung unter keinen Umständen als NH_3-Aufnahme infolge einer Harnstoffspaltung erklärt werden. Gegen die bakterielle Spaltung spricht die sehr schnelle Speicherung aus mit doppelt destilliertem (und damit hinreichend sterilem) Wasser angesetzten Lösungen, gegen die Spaltung infolge einer Ureaseaktivität der Zellen die vergeblichen Versuche, Ureaseaktivität manometrisch nachzuweisen.

Weiterhin konnte der Verlauf der Harnstoffaufnahme durch verschiedene Eingriffe in den Stoffwechsel verändert werden. Vorausgegangene Wässerung erzeugte innerhalb der ersten 2—3 Std eine erhebliche Erhöhung der Aufnahmegeschwindigkeit. Bei Wässerung wird der Konzentrationsausgleich bereits nach 1,3 Std erreicht und überschritten, während man ohne vorausgegangene Wässerung zu diesem Punkte erst nach 5 Std gelangt [Parallelversuche an *Taraxacum* Abb. 4 (△) und (○)]. Auffällig ist jedoch, daß nach der 2—3stündigen „Anfangsphase" der Harnstoffaufnahme die Kurven völlig parallel mit konstanter Steigerung verlaufen, d. h. die Aufnahmegeschwindigkeit ist dann in allen Fällen gleich groß. Bei Einwirkung von Azid ergibt sich ein ganz ähnlicher Kurvenverlauf, nur wirkt das Azid in der „Anfangsphase" hemmend, und zwar bei gewässerten Schnitten *und* ungewässerten Schnitten. Daß diese Azidwirkung nicht auf Permeabilitätsänderungen für Harnstoff beruht, hatten wir an Hand von Exosmoseversuchen (s. S. 369) nachgewiesen. Die Befunde zeigen ebenfalls, daß die Harnstoffaufnahme keineswegs ein rein osmotischer Vorgang ist.

Über welche Stoffwechselvorgänge die beobachteten Aufnahmeprozesse im einzelnen laufen, läßt sich noch nicht entscheiden. Wir wollen nur auf einige Befunde in der Literatur hinweisen, die erste Anhaltspunkte geben könnten. So wird die Atmung von Kartoffel- und Karottengewebestücken bei Wässerung sowohl erhöht, als auch in ihrer Abhängigkeit von den verschiedenen Oxydasesystemen der Zelle verändert, d. h. z. B. von einem cyanidempfindlichen auf ein -unempfindliches übertragen. Schon die Polyphenoloxydasen reagieren weniger empfindlich auf Azid und Cyanid als das Cytochromsystem, während die Flavinproteidoxydasen völlig unempfindlich gegen Cyanid sind (James 1953). Weiterhin berichtet Laties (1954) aus Versuchen an Mitochondrien in situ, daß Wässerung die Bernsteinsäureoxydase blockiert (an Cytochrom c gekoppelt), die Bernsteinsäuredehydrogenase aber durch Auswaschen eines kompetitiven Inhibitors, der übrigens KCN-empfindlich ist, aktiviert wird. Schon diese Angaben weisen auf sehr verschiedene Möglichkeiten von Richtung und Art des Einflusses auf das Stoffwechselgefüge und damit auch auf die von ihm maßgeblich gesteuerte Stoffaufnahme hin, so daß eine Erklärung unserer Befunde

nur mit Hilfe weiterer Versuche möglich ist. Gesichert bleibt jedoch, daß eine nichtosmotische Harnstoffaufnahme stattfindet und daß sie durch experimentelle Eingriffe, die den Stoffwechsel beeinflussen, in ihrem Ausmaß verändert werden kann.

Der sehr stark von den jeweiligen Versuchsbedingungen (Wässerung, Azidgaben) abhängigen „Anfangsphase" der Harnstoffaufnahme folgt nun eine 2. Phase, in der die Aufnahme unter den verschiedensten Bedingungen stets mit gleicher Geschwindigkeit verläuft. Dabei ist es gleichgültig, ob in der „Anfangsphase" der Konzentrationsausgleich überschritten wurde oder nicht. Es kann sich daher bei dieser 2. Phase weder um einen einfachen osmotischen, noch um einen vom Stoffwechsel direkt gesteuerten Prozeß handeln. Möglicherweise wird der Harnstoff osmotisch aufgenommen und anschließend durch Adsorption an Vacuolenkolloiden oder Strukturen des Cytoplasmas (Mitochondrien, Mikrosomen; Aufquellungserscheinungen im Cytoplasma) aus dem osmotischen System herausgenommen. Dieser Aufnahmevorgang wäre dann als „metaosmotisch" zu bezeichnen (BOGEN 1951). Er setzt sicherlich gleichzeitig mit dem osmotischen und dem nichtosmotischen ein, wird aber erst sichtbar, wenn die anderen an Intensität abgenommen haben. Warum jedoch im Versuch ohne Azid die azidempfindliche Aufnahme des Harnstoffes im Gegensatz zu der gleichzeitig ablaufenden nichtosmotischen Wasseraufnahme nach 3 Std ausfällt, ist uns unbekannt.

Über den Einfluß des Harnstoffs auf die nichtosmotische Wasserbilanz läßt sich aus unseren Ergebnissen folgendes ableiten: Eine Konkurrenz zwischen Wasseraufnahme und Harnstoffaufnahme um die Stoffwechselenergie, wie sie HANSEN und BONNER (1954) für die Ionenaufnahme beobachteten, konnte bei 0,500 Mol Harnstoff nicht festgestellt werden. Im Gegenteil, nichtosmotische Wasser- und Harnstoffaufnahme scheinen verhältnismäßig unabhängig voneinander zu sein; denn in den Versuchen, in denen nach 2—3 Std die Beteiligung des Stoffwechsels an der Harnstoffaufnahme bereits ausgefallen schien, konnte die nichtosmotische Wasseraufnahme noch ungehindert ablaufen. Bei 0,750 und 1,000 Mol Harnstoff beobachteten wir jedoch eine erhebliche Erniedrigung der nichtosmotischen Wasserbilanz. Das dürfte aber auf einer unspezifischen, allgemeinen Schädigung der Zelle beruhen. So wirkte bei *Helodoa*, dem wesentlich empfindlicheren Objekt bezüglich der Schädigung der nichtosmotischen Wasserbilanz, 0,500 Mol so giftig, daß schon nach kurzer Zeit der Zelltod eintrat. Bei Einwirkung geringer Harnstoffkonzentration auf plasmolysierte Zellen konnte indessen eine gewisse Stimulierung der nichtosmotischen Wasseraufnahme beobachtet werden. Bei *Taraxacum* lag die nichtosmotische Wasseraufnahme bei 0,250 Mol höher als bei der Kontrolle (Abb. 6).

Die Befunde bestätigen wiederum, daß Schlüsse aus Permeationskonstanten auf die permeatorische Harnstoffaufnahme mit sehr großen Vorbehalten aufgenommen werden müssen. Sie sind zur Aussage über permeatorische Stoffaufnahme höchstens für den Beginn einer osmotischen Stoffaufnahme bei starkem Konzentrationsgefälle zu verwenden (PRELL 1953, BOGEN und PRELL 1953, BOGEN und FOLLMANN 1955). Eine Extrapolation von solchen Werten auf die Stoffaufnahme unter weniger extremen Bedingungen (geringeres Konzentrationsgefälle) dürfte kaum statthaft sein.

Wenn wir die nichtosmotische (stoffwechselgesteuerte) und die metaosmotische (nicht unmittelbar stoffwechselabhängige) Harnstoffaufnahme mit bestimmten Mechanismen in Verbindung bringen konnten, so können wir über den Ort der Harnstoffspeicherung nur Vermutungen anstellen. Zwar beobachteten wir eine Quellung von Mitochondrien oder Mikrosomen, aber wir wissen nicht, ob diese unmittelbar als Harnstoffspeicherung zu deuten ist oder ob auch an anderen Strukturen des Cytoplasmas oder — in Analogie zur „Wasserspeicherung" — in der Vacuole eine Speicherung möglich ist. Das Festhalten könnte ähnlich wie beim Wasser erfolgen, da zwischen den Molokülen von Harnstoff und Wasser, abgesehen von der verschiedenen Größe, auffällige Ähnlichkeiten bezüglich der physikalisch-chemischen Eigenschaften bestehen. Sie sind beide Dipole, Harnstoff sogar ein wesentlich stärkerer als Wasser, so daß er in 6—7molaren Lösungen Proteine durch Zerstörung der Wasserstoffbrücken denaturiert. Weiterhin kann Harnstoff, wie auch das Wasser, selbst Wasserstoffbrücken bilden. Es wäre daher denkbar, daß der Harnstoff, wie das Wasser bei der Hydratisierung, an bestimmten Strukturen „Harnstoffhüllen" bildet und dabei die Wassermoleküle verdrängt. Dies wäre ein sicherlich von der Stoffwechselaktivität weitgehend unabhängiger Prozeß und könnte der nach 2—3 Std sichtbar werdenden konstanten Harnstoffspeicherung zugrunde liegen. Eine weitere Eigenschaft des Harnstoffmoleküls, die an der Bildung von „Harnstoffhüllen" beteiligt sein könnte, ist die Fähigkeit zur Bildung von Additionsverbindungen. BENGEN und SCHLENK (1949), sowie SCHLENK (1949) berichten über Additionsverbindungen des Harnstoffs mit Kettenmolekülen (vornehmlich aliphatische Verbindungen) zu neuen kristallisierenden „Addukten", bei denen die organischen Moleküle in ein Harnstoffkristallgitter mit verhältnismäßig großen Zwischenräumen eingelagert werden. Vergleichende Lösungswärme- und Löslichkeitsbestimmungen zeigen, daß die Additionsverbindungen auch im gelösten Zustand schon bestehen.

Das Ergebnis unserer Untersuchungen ließe sich in ihren wichtigsten Punkten folgendermaßen zusammenfassen. Die „osmotisch erzwungene" Stoffaufnahme in vacuolisierte Pflanzenzellen, d. h. die Aufnahme von

gelösten Substanzen oder Wasser bei Anlegen eines starken Konzentrationsgefälles, setzt sich aus mehreren Komponenten zusammen. Zu Versuchsbeginn macht die osmotische Stoffaufnahme, die in ihrem Ausmaß von der Permeabilität des jeweiligen Protoplasten bestimmt wird, den dominierenden Anteil aus. Im weiteren Versuchsverlaufe werden aber noch andere Aufnahmeprozesse sichtbar, die die rein osmotischen überlagern und zu einer Speicherung von Stoffen in der Zelle führen können. Diese Prozesse ließen sich immer dann am deutlichsten nachweisen, wenn das osmotische Gleichgewicht nahezu oder vollständig erreicht war. Bei der *Wasseraufnahme* ließ sich ein zusätzlicher, nichtosmotischer Prozeß aufzeigen. Er war in seiner Intensität durch solche experimentelle Eingriffe zu verändern, die einen Einfluß auf die Stoffwechselintensität ausüben. Als Inhibitoren wirkten Natriumazid, starke Plasmolyse und hohe Konzentrationen von Harnstoff ($>$ 0,500 Mol). Eine gewisse Stimulierung trat bei niedrigen Harnstoffgaben auf (0,250 Mol). Unbeeinflußt blieb die nichtosmotische Wasseraufnahme durch Harnstoffkonzentrationen von 0,500 Mol, gleichgültig, ob sie vorher 11 Std den noch unplasmolysierten Zellen geboten oder erst nach perfekter Plasmolyse zugefügt wurden; es spielte also keine Rolle, ob unter den plasmolytischen Bedingungen eine gleichzeitige Harnstoffaufnahme ablief oder nicht. Die *Harnstoffaufnahme* ließ neben dem osmotischen noch 2 weitere Aufnahmeprozesse erkennen. Der eine erwies sich als stoffwechselabhängig und schien der nichtosmotischen Wasseraufnahme ähnlich zu sein; er war durch Wässerung der Zellen in destilliertem Wasser zu stimulieren und durch Natriumazid sowie starke Plasmolyse zu blockieren. Im Gegensatz zur Wasseraufnahme ist dieser nichtosmotische Aufnahmeprozess nur etwa 3 Std lang nachweisbar. Danach wird er unter unseren Versuchsbedingungen von einem stoffwechselunabhängigen Prozeß abgelöst oder zumindest überdeckt. Die Aufnahmegeschwindigkeit des Harnstoffs wird dann weder durch Natriumazid verringert noch durch Wässerung erhöht. Da es wahrscheinlich ist, daß hier nach einer osmotischen Aufnahme sekundär Adsorptions- bzw. Speicherungsprozesse ablaufen, bei denen der Harnstoff aus dem osmotischen Gleichgewicht herausgenommen wird, müssen wir ihn als einen *metaosmotischen* Prozeß bezeichnen.

Zusammenfassung.

Es wurde die Harnstoffaufnahme in unplasmolysierte und plasmolysierte Zellen von *Taraxacum officinale* und *Helodea densa* mit Hilfe der Mikrokjeldahl-Methode bestimmt. Neben der einfachen osmotischen Aufnahme ließen sich noch andere Aufnahmeprozesse nachweisen. Die gleichzeitig ablaufenden Veränderungen der Wasserbilanz wurden auf plasmometrischem Wege verfolgt und nichtosmotische von osmotischen Veränderungen abgesetzt.

A. Versuche an *unplasmolysierten* Zellen.

Der Anteil der *Harnstoffaufnahme*, der nicht mit dem Ablauf einfacher osmotischer Vorgänge in Einklang zu bringen ist, läßt sich in 2 verschiedene Phasen gliedern.

1. Während einer 2—3stündigen „Anfangsphase" ist die Geschwindigkeit der Aufnahme durch Eingriffe in den Stoffwechsel zu beeinflussen, so daß unter besonders günstigen Bedingungen schon nach 30 min eine Speicherung (Aufnahme über den errechneten osmotischen Konzentrationsausgleich hinaus) eintreten kann. Vorausgegangene Wässerung erhöht die Geschwindigkeit, Natriumazid ($1 \cdot 10^{-4}$ und $5 \cdot 10^{-4}$ Mol) vermindert sie. Pflanzen verschiedener physiologischer Zustände (Alter usw.) zeigen verschieden starke Hemmung bei gleicher Azidkonzentration. In der „Anfangsphase" läuft also eine nichtosmotische, metabolisch kontrollierte Harnstoffaufnahme ab.

2. *Nach* der „Anfangsphase" wird ein weiterer Anteil der Harnstoffaufnahme sichtbar, der unter den verschiedenen Versuchsbedingungen stets gleich schnell verläuft. Dabei ist die Aufnahmegeschwindigkeit völlig unabhängig davon, wieviel Harnstoff bereits in der „Anfangsphase" aufgenommen wurde. Es wird angenommen, daß es sich hier um eine stoffwechselunabhängige, metaosmotische Aufnahme handelt, d. h. daß der Stoff nach dem permeatorischen Eintritt in die Zelle sekundär aus dem osmotischen Gleichgewicht herausgenommen wird.

Die *nichtosmotische Wasseraufnahme* wird durch vorangegangene Harnstoffaufnahme in unplasmolysierte Zellen (*Taraxacum* 0,500, *Helodea* 0,250 Mol) nicht verändert gegenüber den Kontrollen ohne Harnstoff. Höhere Harnstoffkonzentrationen (0,750 Mol) setzen bei *Taraxacum* die Wasserbilanz herab, niedrigere (0,250 Mol) erhöhen sie.

B. Versuche an *plasmolysierten* Zellen (Rohrzuckerplasmolyse).

Die *Harnstoffaufnahme* läuft mit zunehmender Plasmolyse immer langsamer ab, und zwar sowohl der permeatorische als auch der nichtosmotische Anteil.

Die *nichtosmotische Wasseraufnahme* bleibt bei Taraxacum nach Zugabe von 0,500 Mol Harnstoff unverändert; 0,250 Mol dagegen erhöhen, und 0,750 Mol erniedrigen sie. Beim Vergleich der Wasseraufnahme (ausgedrückt als Veränderung des Protoplastenvolumens, d. h. der Bruttowasseraufnahme) mit der gesamten Harnstoffaufnahme (ausgedrückt in Prozenten des zu erwartenden osmotischen Konzentrationsausgleiches) ergibt sich ein „Vorauseilen" der Wasseraufnahme vor der Harnstoffaufnahme.

Die Untersuchungen wurden durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht, der wir an dieser Stelle unseren Dank aussprechen möchten.

Literatur.

BENGEN, F., u. W. SCHLENK jr.: Experientia (Basel) **5**, 200 (1949). — BOGEN, H. J.: Planta (Berl.) **42**, 140—155 (1953). — BOGEN, H. J., u. H. PRELL: Planta (Berl.) **41**, 459—479 (1953). — BOGEN, H. J., u. G. FOLLMANN: Planta (Berl.) **45**, 125—146 (1955). — BONNER, J., R. S. BANDURSKI u. A. MILLERD: Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 511—522 (1953). — COLLANDER, R., u. H. BÄRLUND: Acta bot. fenn. **11**, 1—114 (1933). — FREY-WYSSLING, A.: Die submikroskopische Struktur des Cytoplasmas. In Protoplasmatologia, Bd. II. Wien: Springer 1955. — HACKETT, D. P., and K. V. THIMANN: Amer. J. Bot. **39**, 553—560 (1952); **40**, 183—188 (1953). — HANSEN, J. B., and J. BONNER: Amer. J. Bot. **41**, 702—710 (1954); **42**, 411—416 (1955). — HÖFLER, K.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **143**, 213 (1934). — JAMES, O. W.: Biol. Rev. **28**, 245—260 (1953). — LATIES, G. G.: J. of exper. Bot. **5**, 49—70 (1954). — LUNDEGÅRDH, H.: Physiol. Plantarum (Copenh.) **3**, 103—151 (1950). — PRELL, H.: Planta (Berl.) **41**, 480—508 (1953); **1955**. — ROTHSTEIN, A.: The enzymology of the cell surface. In Protoplasmatologia, Bd. II. Wien: Springer 1954. — SCHLENK jr., W.: Liebigs Ann. Chem. **565**, 204—240 (1949). — SCHMIDT, H.: Jb. wiss. Bot. **83**, 471—512 (1936).

Dr. HERMANN PRELL, z. Z. Long Island Biological Association,
Biological Laboratory, Cold Spring Harbor, N.Y. USA.

Planta, Bd. 46, S. 381—402 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn.

ZUR ATMUNG WACHSENDER WURZELSPITZEN.

Von

AUGUSTIN BETZ.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Juli 1955.)

I. Die Intensität des Gasumsatzes.

Einleitung.

Nach weit verbreiteter Anschauung sollen wachsende Zonen, insbesondere also die Meristeme, eine besonders große Atmungsintensität aufweisen. Die Forderung, daß zu hoher Syntheseleistung befähigtes Plasma ganz besonders labil sein müsse und einer hohen Erhaltungsatmung bedürfe, um dieses labile System chemischer Ungleichgewichte zu erhalten (vgl. BÜNNING 1953, S. 88), ist so bestrickend, daß sich dagegen gerichtete Befunde nicht durchsetzen konnten. Schon CALDWELL und MEIKLEJOHN (1937) hatten festgestellt, daß Schnitte junger Pflanzen weniger stark atmeten als solche älterer. RUHLAND und RAMSHORN (1938) fanden bei *Vicia faba* im Meristem schwächere Atmung als in der Streckungszone und machten die fehlerhafte Bezugsgröße (Gewicht statt Plasmagehalt) für die herrschende Anschauung vom intensiven Atmungsumsatz der meristematischen Zone verantwortlich. BALL (1948) stellte am *Tropaeolum*-Sproß fest, daß die meristematische Spitze weniger O_2 verbraucht als die darauffolgende Zone sich ausdifferenzierender Zellen, und zwar sowohl auf Organstücke bezogen, als auch auf Trockengewicht und Gesamt-N. Auch GODDARD und MEEUSE (1950) kommen nach unveröffentlichten Analysen von GODDARD, HOLDEN und ROSEN zu dem Schluß, daß die meristematische Zone von Maiswurzelspitzen nur dann stärker atmet als die Streckungszone, wenn man den Umsatz auf das Frischgewicht bezieht, während sich die Verhältnisse umkehren, sobald man den Gehalt an Stickstoff (Gesamt-N und Protein-N) oder Ribosenukleinsäure zugrunde legt. Endlich bestimmte KOPP (1948) den koagulierbaren Stickstoff von Weizenkeimlingen, setzte ihn in Beziehung zu WANNERS (1944) Atmungsmessungen an denselben Zonen und fand, daß die Streckungszone weit stärker atmet als das Meristem. Nun hatte aber WANNER, der Eigenart seines Objektes halber, außerordentlich kurze Zonen verwenden müssen, was zu Einwänden herausfordern könnte. Zwar bestätigen ELIASSONS (1955) Daten diesen Befund an der Weizenwurzel, obwohl als Bezugsgröße

nicht Protein-N, sondern Gesamt-N bestimmt worden war, eine Größe, welche nur in Ausnahmefällen der Plasmamenge parallel gehen dürfte, aber ganz abgesehen davon, gilt auch hier der obige Einwand zu kurzer Stücke. Auch BROWN und BROADBENTs (1950) Analysendaten zur Entwicklung und Atmung der Erbsenwurzel können hinsichtlich des Gaswechsels nicht voll befriedigen, denn die Organe waren in ganz besonders kurze Abschnitte zerlegt worden. Beide Einwände, Gesamt-N als Bezugsgröße und kurze Zonen, gelten für WANNERs (1950) Untersuchungen an der Zwiebelwurzel. Vom Gasumsatz so kleiner isolierter Gewebepartien auf ihr Verhalten in situ zu schließen, muß sehr gewagt erscheinen, solange nicht für hinreichende Ernährung gesorgt ist und solange kein Vergleich mit größeren Partien eventuelle Präparationseffekte abzuschätzen erlaubt.

Weitere Daten zum Atmungsstoffwechsel der Wachstumszonen dürften daher nicht unerwünscht sein.

Material und Methode.

Karyopsen von *Zea Mays* (Silomais) und Samen von *Pisum sativum* (Kleine Rheinländerin), letztere nach $^1/_2$ Std oberflächlichem Sterilisieren mit Chlorkalk, wurden bei der späteren Versuchstemperatur von 20° C auf feuchtem Quarzsand zum Keimen ausgelegt. Von Wurzeln gleichmäßiger Länge (1,5—2 cm) wurden unter dem Präpariermikroskop geeignete Stücke abgetrennt. Nach den Analysendaten von ERICKSON und GODDARD (1951) und BROWN und BROADBENT (1950) schienen folgende Zonen geeignet:

beim Mais	I.	0—3 mm (Meristem)
	II.	3—8 mm (Streckungszone
	III.	0—8 mm (Meristem + Streckungszone)
und bei der Erbse	I.	0— 2 mm (Meristem)
	II.	2— 5 mm (Streckungszone)
	III.	0— 5 mm (Meristem + Streckungszone)
	IV.	5—10 mm (Differenzierung, keine Zellstreckung)
	V.	0—10 mm
	VI.	2—10 mm.

Die Zone I sollte nach obigen Autoren ausschließlich teilungsfähige Zellen enthalten, während Zone II die Streckungszone umfaßt. Die weiteren Abschnitte erlauben eine Bilanz über einen größeren Gewebeabschnitt aufzustellen, um so die Wirkung des Schnittes, der ja in kleineren Organstücken einen höheren Prozentsatz von Zellen schädigt, abschätzen zu können.

Die Atmungsmessungen wurden nach der WARBURGschen „direkten Methode" (UMBREIT u. a. 1949) durchgeführt, und zwar in besonders kleinen Gefäßen (4 bzw. 8 ml), um die notwendige Materialmenge und damit die Präparationszeit und während dieser möglicherweise ablaufende Veränderungen tunlichst klein zu halten. Bei der Berechnung der Messungen wurden jeweils 3 Gefäßpaare zu einem

Versuch zusammengefaßt. In drei weiteren Gefäßpaaren wurde parallel dazu eine andere der zu vergleichenden Zonen geprüft.

Als Versuchslösungen, sowohl in den Atmungsgefäßen als auch schon während des Präparierens, dienten Nährlösungen, wie sie für die Kultur der isolierten Organe empfohlen werden, um die physiologischen Bedingungen für ein ungestörtes Wachstum soweit als möglich zu erhalten. Maiswurzeln wurden in der von KANDLER (1950) beschriebenen Modifikation des WHITEschen Mediums gehalten, die Erbsenwurzeln in der von ADDICOTT (1939) verwendeten Lösung. Um eine bessere Pufferung zu erzielen, wurde bei letzterer die Phosphatkonzentration erhöht, eine Maßnahme, welche sich zur Kultur isolierter Organe bei unserer Erbsensorte durchaus bewährte, und ganz unabhängig auch von TORREY (1954) beschrieben wird. Die Lösung enthielt auf 1 Liter quarzdestillierten Wassers 240 mg $Ca(NO_3)_2 \cdot 4\,H_2O$, 40 mg $MgSO_4 \cdot 7\,H_2O$, 85 mg KNO_3, 60 mg KCl, 19 mg KH_2PO_4, 1 mg K_2HPO_4, 1 mg $Fe_2(SO_4)_3$, 0,2 ml A-Z-Lösung nach HOAGLAND und 40 g Saccharose. Zusätze von Vitaminen sind bei kurzen Kulturzeiten ohne Einfluß auf das Wachstum (s. KANDLER 1950 für Mais und ADDICOTT 1939 für *Pisum*). Sie konnten daher unterbleiben, um so mehr als im Dreistundenversuch auch kein Einfluß auf die Atmung gefunden werden konnte.

Der Proteinstickstoff wurde stets an denselben Proben bestimmt, deren Atmung zuvor gemessen worden war. Das Gewebe wurde mit Trichloressigsäure zerrieben, zur vollständigen Fällung und Extraktion für 10 min bei 60° C gehalten, durch Zentrifugieren und Filtrieren ausgewaschen und im Rückstand der N-Gehalt nach KJELDAHL bestimmt.

Ergebnisse.

Tabelle 1 gibt die Atmungswerte wieder in μl/Std, aus dem Umsatz während der ersten 3 Versuchsstunden berechnet, und zwar einmal auf 100 mg Frischgewicht (QO_2 und QCO_2) bezogen, zum andern auf 1 mg Protein-N [$QO_2(N)$ und $QCO_2(N)$]. Als Maß der Streuung ist jeweils der mittlere Fehler (σm) beigefügt (KOLLER 1943, WEBER 1948).

Wie ersichtlich, liegen die Werte des Gasumsatzes in den verschiedenen Zonen bei beiden Objekten gar nicht weit auseinander, wenn man sie auf das Frischgewicht bezieht. Die Meristeme verbrauchen zwar etwas mehr Sauerstoff als die Streckungszonen und erst recht als die ausgewachsene Zone IV bei der Erbse. Es erscheint aber jedem Mikroskopiker selbstverständlich, daß sich dieses Verhältnis völlig umkehren müßte, wenn man die Atmung zum Gehalt an lebendem Plasma in Beziehung setzen könnte. Schon RUHLAND und RAMSHORN (1938, S. 501) hatten festgestellt, daß als Bezugsgröße für Atmungsmessungen „allein die *Menge der lebenden, d. h. atmenden Substanz* in Frage kommen kann" und hatten als Maß dafür den Eiweiß-N vorgeschlagen. Sicherlich entspricht auch der Gehalt an fällbarem Eiweiß nicht genau der Plasmamenge, wie erst recht der Stickstoffgehalt nicht der Eiweißmenge parallel zu gehen braucht. Trotz dieser Bedenken aber scheint mir der Gehalt an koagulierbaren Stickstoffverbindungen noch am ehesten als Maß der lebenden Substanz geeignet zu sein. Legt man aber diese

Tabelle 1. *Gasumsatz isolierter Wurzelstücke.*

Objekt	Zone	n	QO_2	QCO_2	RQ	n^1	$QO_2(N)$	$QCO_2(N)$	RQ (der Vers. mit N-Best)
			$\sigma_m =$	$\sigma_m =$	$\sigma_m =$		$\sigma_m =$	$\sigma_m =$	$\sigma_m =$
Zea Mays	I. 0—3 mm	6	46 ±1,86	65 ±2,29	1,41 ±0,023	5	47,5 ±2,33	66 ±3,36	1,39 ±0,022
	II. 3—8 mm	4	32,5 ±2	33,5 ±0,96	1,04 ±0,039	3	161 ±4,68	160 ±7,80	1,00 ±0,017
	III. 0—8 mm	3	41 ±0,68	42,5 ±1,64	1,05 ±0,029	3	89 ±1,22	93 ±2,86	1,05 ±0,029
Pisum sativum	I. 0—2 mm	12	63 ±1,32	105 ±1,44	1,69 ±0,04	12	41 ±0,80	69 ±1,27	s. Spalte 6
	II. 2—5 mm	7	59 ±1,57	74 ±2,13	1,24 ±0,02	7	96 ±3,47	119 ±3,23	
	III. 0—5 mm	7	57,5 ±1,89	82 ±3,80	1,42 ±0,028	7	67 ±2,08	95 ±3,51	
	IV. 5—10 mm	7	37 ±1,06	40 ±1,02	1,08 ±0,015	7	159 ±5,28	172 ±5,09	
	V. 0—10 mm	10	53 ±1,52	56 ±1,44	1,06 ±0,012	9	115 ±2,72	122 ±2,29	
	VI. 2—10 mm	5	50 ±1,15	52 ±1,81	1,04 ±0,013	4	151 ±6,8	157 ±6,4	

[1] Jeder Versuch umfaßt, hier, wie auch bei den folgenden Gaswechselmessungen, 3 Analysen an jeweils 4—14 Organteilen (s. S. 382).

Bezugsgröße zugrunde, so setzt das Meristem der Maiswurzel weit weniger Sauerstoff um als die Streckungszone; letztere atmet mehr als 3mal stärker. Ähnlich verhält es sich bei der Erbsenwurzel. Die Streckungszone (II) verbraucht über 2mal so viel Sauerstoff wie das Meristem (I), die ausgewachsene Zone IV nimmt fast 4mal so viel O_2 auf wie das Meristem und mehr als das $1^1/_2$fache der Streckungszone. Wurzelstücke, welche Zonen verschiedenen Entwicklungszustandes und entsprechend verschiedener Wachstumsleistung enthalten (III, V, VI), liegen mit ihren Werten verständlicherweise dazwischen.

Kritik der Methode.

1. Verlauf des Gasumsatzes in der Zeit.

Obwohl die Organstücke in Nährlösungen gehalten wurden, die sogar in längeren Versuchszeiten ein unbegrenztes Wachstum ermöglichen, ist der Einwand nicht von der Hand zu weisen, die isolierten Teile könnten sich anders verhalten, als sie dies im Verband der intakten Pflanze tun. Völlig zu entkräften wäre dieser nur mit Messungen in situ, welchen aber bei so kleinen Proben vorläufig keine Methode gewachsen ist. Immerhin erlaubt schon der Verlauf des Umsatzes während der Versuchszeit über die möglichst kurz gehaltene Präparationszeit ($<$ 2 Std) hinweg auf das Verhalten am intakten Organ zu extrapolieren. Abb. 1 gibt die Verhältnisse für Maiswurzeln, Abb. 2 für Erbsenwurzeln wieder. Der Sauerstoffverbrauch der längeren Abschnitte, Zone II und III beim Mais und Zone II, III, IV, V und VI bei der Erbse, sinkt während der Versuchszeit nicht wesentlich ab. Bei den meristematischen Zonen allerdings läßt die O_2-Aufnahme etwas nach. Aber auch dieses Absinken ist nicht so bedeutend, daß es die Annahme nahelegen könnte, der Gasumsatz in situ, also etwa 2 Std vor Beginn der Messung, müßte ein Vielfaches vom gemessenen betragen haben. Ein derartig starkes Absinken des ursprünglichen Wertes vor der ersten Messung aber wäre notwendig, wenn man den oben mitgeteilten Befund von der schwachen Atmung der Meristeme anzweifeln wollte.

2. Präparationseffekt.

a) *Bilanzversuche.* Ein weiteres Bedenken, vom Gasumsatz isolierter Gewebeteile auf ihr Verhalten in situ zu schließen, gilt der Verwundung. Im großzelligen Streckungs- und Dauergewebe wird, bei gleicher Länge der einzelnen Zonen, ein weit höherer Prozentsatz an Zellen geschädigt als im kleinzelligen Meristem. Mittlere Partien erhalten 2 Wundflächen, ganze Spitzen nur eine. Transportleistungen werden unterbrochen usw. So machte schon Löweneck (1930) eine Wirkung der Verwundung auf die Atmung wahrscheinlich. Es mußte daher der Gasumsatz auf die entsprechenden Wurzelabschnitte bezogen und geprüft

werden, ob die Summe aus den Atmungswerten der Einzelabschnitte dem Umsatz des ganzen Stückes entspricht. Es wurden dazu die Atmungswerte auf je 100 Organteile umgerechnet [$QO_2(100)$ und $QCO_2(100)$]. Da zur Vermeidung einer langen Präparationszeit mit kleinen Proben gearbeitet werden mußte, und bei größeren Organteilen wegen des geringen Volumens der Meßgefäße die Zahl der Objekte klein bleiben

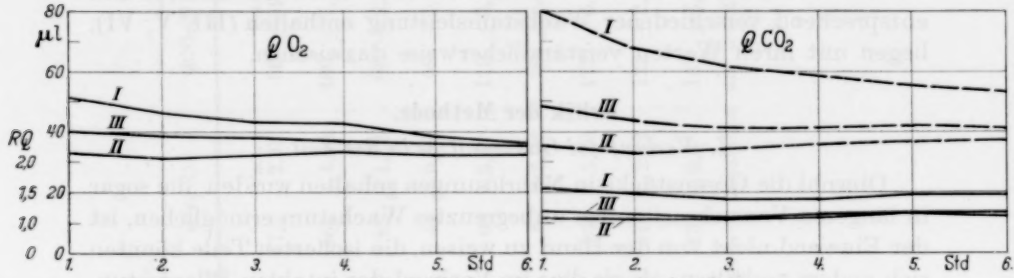

Abb. 1. *Zea Mays*, Verlauf der Atmung in der Zeit.

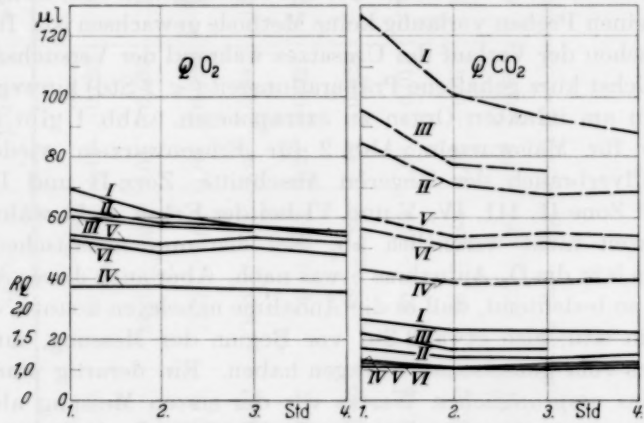

Abb. 2. *Pisum sativum*. Verlauf der Atmung in der Zeit.

mußte, so vergrößert sich bei der Umrechnung auf 100 Teile sowohl die individuelle Schwankung als auch der Meßfehler bei der Analyse. Das Ergebnis ist in Tabelle 2 für *Zea Mays* und in Tabelle 3 für *Pisum sativum* dargestellt. Der Umsatz ist in $\mu l/100$ Organteile ausgedrückt, berechnet aus den Durchschnittswerten der ersten 3 Versuchsstunden.

Vergleicht man die gemessenen mit den errechneten Werten für den Sauerstoffverbrauch — die CO_2-Werte stimmen geradezu überraschend gut überein und sind nur beigefügt, um zu zeigen, daß auch hier die Aufstellung einer Bilanz gerechtfertigt erscheint — so zeigt sich, daß die Zahlen angesichts der nicht unbeträchtlichen Streuung wenigstens der Größenordnung nach übereinstimmen. Bedeutende Unstimmigkeiten

Tabelle 2. *Atmung einzelner Wurzelzonen von Zea Mays (Silomais[1]).*

Zone	n	Gemessen		Berechnet		
		$QO_2(100)$	$QCO_2(100)$	aus	$QO_2(100)$	$QCO_2(100)$
I. 0—3 mm	6	$\sigma_m =$ 116 ± 4,94	$\sigma_m =$ 164 ± 8,82		$\sigma_m =$	$\sigma_m =$
II. 3—8 mm	4	194 ± 12	200 ± 9,98			
III. 0—8 mm	3	349 ± 12,02	364 ± 20,23	I ± II	310 ± 13	364 ± 13,3

Der Unterschied des Wertes für den O_2-Verbrauch in Zone III gegenüber dem aus (I+II) errechneten ist mit 95% Wahrscheinlichkeit gesichert.

Tabelle 3. *Atmung einzelner Wurzelzonen von Pisum sativum.*

Zone	n	Gemessen		Berechnet		
		$QO_2(100)$	$QCO_2(100)$	aus	$QO_2(100)$	$QCO_2(100)$
I. 0—2 mm	12	$\sigma_m =$ 80 ± 1,07	$\sigma_m =$ 136 ± 2,69		$\sigma_m =$	$\sigma_m =$
II. 2—5 mm	7	206 ± 3,37	256 ± 2,92			
III. 0—5 mm	7	272 ± 9,38	388 ± 17,85	I+II	286 ± 3,54	392 ± 3,96
IV. 5—10 mm	7	297 ± 7,06	323 ± 10,04			
V.				III+IV	569 ± 11,8	711 ± 20,5
0—10 mm	10	691 ± 15,35	733 ± 16,66	I+II+IV	583 ± 7,96	715 ± 10,83
				I+VI	665 ± 11,4	746 ± 12,8
VI. 2—10 mm	5	585 ± 11,34	610 ± 12,50			

Der Wert von Zone III ist gegenüber der Summe von (I + II) nicht statistisch gesichert als verschieden zu betrachten (auch nicht mit 95% Wahrscheinlichkeit). Dagegen ist die Differenz im O_2-Verbrauch zwischen Zone V und (III + IV) und (I + II + IV) mit 99,73 % Wahrscheinlichkeit gesichert. Die Differenz der Werte von V und (I + VI) dagegen ist nicht gesichert.

in der Bilanz treten nur dort auf, wo bei *Pisum sativum* die Zone IV (5—10 mm) beteiligt ist. Der Sauerstoffverbrauch dieser Zone scheint durch das Abtrennen erheblich gesenkt zu werden. Dann aber sind auch die Werte für den auf Protein-N bezogenen Sauerstoffbedarf dieser Zone in Tabelle 1 zu *klein*, d. h. die jüngste Zone ausgewachsener Zellen (IV)

[1] Entsprechende Versuche wurden auch mit einer anderen Maissorte durchgeführt (Badischer Landmais) und ergaben ähnliche Ergebnisse, allerdings mit etwas größerem Gasumsatz je Organteil.

atmet *noch* stärker als aus dieser Aufstellung hervorgeht. Das größere Organstück scheint im übrigen gelegentlich etwas mehr Sauerstoff aufzunehmen als die Summe seiner Teile. (Dies gilt aber nicht für die Zone III bei *Pisum sativum*, wo die Werte gut übereinstimmen, und auch sonst sind die Differenzen nur schlecht (*Zea Mays*) oder gar nicht (*Pisum sativum*, abgesehen von der oben besprochenen Zone IV) statistisch zu sichern.) Soweit diese Abweichungen überhaupt als reell gelten können, liegt es nahe, sie auf den zwar nicht sehr bedeutenden, aber doch meßbaren Abfall im Sauerstoffverbrauch der kürzeren meristematischen Region und in etwas geringerem Maße der benachbarten Streckungszone zurückzuführen, wie er aus den Abb. 1 und 2 hervorgeht. Beim Mais geht dieser Abweichung eine entsprechende im Protein-Stickstoffgehalt parallel, ein Zeichen, daß bei diesem Objekt die Zahl der Analysen noch nicht ganz ausreichte, um die Unterschiede in den Gewebeproben der einzelnen Versuchstage auszugleichen. Aber selbst wenn man die Differenz zwischen den gemessenen und den errechneten Werten in voller Höhe als zurecht bestehend ansieht, so ist sie doch geringfügig gegenüber den großen Unterschieden in der auf Protein-N bezogenen Atmungsintensität der verschiedenen Zonen. Die Bilanz, wie sie in den Tabellen 2 und 3 gezogen wurde, erhärtet nur unsere Anschauung von der geringen Sauerstoffaufnahme der Meristeme im Vergleich mit älteren Zonen.

b) *Atmung bei zusätzlichem Zerschneiden.* Für die Wirkung des Zerschneidens auf den Gaswechsel kann eine weitere kleine Versuchsreihe angeführt werden, bei der in 3 Parallelversuchen 10 mm lange Wurzelspitzen mit ebenso langen verglichen wurden, welche 2 mm von der Spitze zusätzlich durchgetrennt worden waren (Tabelle 4).

Tabelle 4.

	n	$QO_2(100)$	$QCO_2(100)$	RQ
Pisum sativum Wurzelspitzen 0—10 mm	3	868 $\sigma_m = \pm 15{,}14$	885 $\sigma_m = \pm 16{,}18$	1,02 $\sigma_m = \pm 0{,}00$
dasselbe, aber bei 2 mm durchgeschnitten	3	751 $\pm 17{,}89$	802 $\pm 18{,}61$	1,07 $\pm 0{,}015$

Das Ergebnis ist ähnlich dem in den früheren Versuchen gefundenen. Wenn sowohl die absolute Höhe des Gasumsatzes als auch der Unterschied gegenüber den zusätzlich zerschnittenen Wurzelspitzen größer ist, so mag dies teilweise von der geringen Zahl der Versuche herrühren[1], zum anderen aber von den verschiedenen Versuchsbedingungen, denn

[1] Die Differenzen im O_2-Verbrauch sind mit 99%, die im CO_2-Ausstoß nur mit 95% Wahrscheinlichkeit statistisch gesichert.

hier war die Nährlösung nicht wie früher direkt in die Warburggefäße gegeben worden, sondern auf kleine Filtrierpapierringe, so daß das Material nur unterseits benetzt wurde, während es in den früheren Versuchen zwar auch nicht untergetaucht war, aber doch fast allseitig kapillar benetzt wurde.

3. Bilanz von Frischgewicht und Protein-N als Maß der Variabilität.

Über die Variabilität des Materials und die Schwierigkeiten bei der Aufstellung einer Bilanz mögen die Durchschnittswerte für Frischgewicht und Protein-N orientieren (Tabelle 5). Sie stammen von dem Material, dessen Atmungsumsatz in den Tabellen 1—3 dargestellt ist.

Tabelle 5. *Frischgewicht und Protein-N verschiedener Wurzelzonen. (mg bzw. γ/100 Organteile.)*

Objekt	Zone	Gemessen				Berechnet		
		n	Frisch-Gewicht (mg)	n	Protein-N	aus	Frisch-Gewicht	Protein-N
Zea Mays	I. 0—3 mm	12	254 $\sigma_m=\pm 11{,}27$	9	2374 $\sigma_m=\pm 51$			
	II. 3—8 mm	8	598 $\pm 23{,}39$	5	1199 $\pm 97{,}54$			
	III. 0—8 mm	6	859 $\pm 12{,}10$	6	3922 $\pm 145{,}8$	I+II	852	3573
Pisum sativum	I. 0—2 mm	24	128 $\pm$ 1,79	21	1970 $\pm 24{,}67$			
	II. 2—5 mm	14	352 $\pm$ 5,77	12	2187 $\pm 44{,}65$			
	III. 0—5 mm	14	472 $\pm$ 4,98	12	4045 $\pm 90{,}17$	I+II	480	4157
	IV. 5—10 mm	14	815 $\pm 18{,}07$	13	1878 $\pm 46{,}59$			
	V. 0—10 mm	20	1311 $\pm$ 9,95	17	6002 $\pm 92{,}29$	III+IV	1287	5923
						I+VI	1301	5861
						I+II+IV	1295	6035
	VI. 2—10 mm	10	1173 $\pm 14{,}24$	8	3891 $\pm 89{,}58$			

Wenn diese an sich so leicht und zuverlässig festzustellenden Daten eine nicht unbeträchtliche Streuung aufweisen, so zeigt dies, daß sich die Unterschiede im biologischen Material, trotz der nicht geringen Zahl von Analysen, nicht völlig aufheben konnten. Bei *Pisum sativum* kann diese Streuung ohne weiteres hingenommen werden. Bei *Zea Mays* sind die Differenzen wohl wegen der geringen Zahl von Analysen bedeutender. Da aber Atmungsmessung und Stickstoffbestimmung stets an

derselben Probe vorgenommen wurden und beide Daten durchaus parallel gehen (vgl. die nicht besonders großen Streuungswerte in Tabelle 1), können die grundsätzlichen Unterschiede in der auf Stickstoff bezogenen Atmungsintensität der einzelnen Zonen dadurch nicht verwischt werden.

4. Einfluß der Ernährung.

Zur Demonstration des Einflusses der Ernährung auf die Atmung von Erbsenwurzelstücken sei auf Abb. 3 verwiesen. In Nährlösung gehalten zeigen die 10 mm langen Wurzelspitzen wiederum einen sehr konstanten Gasumsatz, während dieser in Wasser stetig absinkt (über den Einfluß der Kohlenhydratversorgung vgl. RUHLAND und ULLRICH, 1936, S. 17). Zugleich geht aus der Abbildung 3 hervor, daß die *ursprüngliche* Höhe der O_2-Aufnahme der Erbsenwurzel durch Saccharose und die übrigen Komponenten der Nährlösung nicht grundsätzlich verändert wird. Es wird lediglich das Absinken verhindert. Die beobachtete Anfangsdifferenz liegt noch in der Fehlergrenze, außerdem wäre sie durch das Absinken der Atmung bei den in H_2O gehaltenen Wurzeln während der Präparationszeit, also vor der ersten Messung, erklärbar.

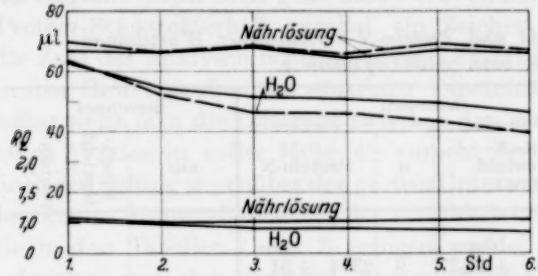

Abb. 3. *Pisum sativum*. Verlauf der Atmung in Nährlösung und in H_2O (beide mit Filtrierpapiereinlage). ——— QO_2; – – – QCO_2.

Diskussion.

Trotz aller Einwände, wie sie im Vorstehenden absichtlich so deutlich herausgestellt wurden, zeigen meine Versuche, daß die Wurzelmeristeme von *Zea Mays* und *Pisum sativum*, wenn man den Protein-N als relatives Maß der Plasmamenge zugrundelegt, weit weniger stark atmen als die Streckungszonen, und daß bei der Erbse sogar die jüngste Zone ausgewachsener Zellen bedeutend mehr Sauerstoff verbraucht als beide Wachstumszonen.

Diesen geringen O_2-Verbrauch embryonaler Gewebe hatten RUHLAND und RAMSHORN (1938, S. 501 ff) an *Vicia Faba*-Wurzeln schon auf das Frischgewicht bezogen festgestellt und ganz allgemein gefordert, falls der Eiweiß-N als Bezugsgröße gewählt wird. Wie schon auf S. 1 erwähnt, stimmen damit auch die Beobachtungen einiger weiterer Autoren überein.

KOPP (1948) hatte ihre entsprechenden Befunde an der Weizenwurzel so interpretiert, daß die Zone stärkster Eiweißsynthese nicht im Meristem, sondern in der Streckungszone zu suchen sei und am gleichen Ort auch die intensivste Atmung herrsche. Nach ERICKSON und GODDARD (1951) liegen bei der Maiswurzel andere Verhältnisse vor. Zwar läuft auch hier dem Streckungswachstum eine Eiweißsynthese parallel, wenigstens in der jüngeren Hälfte der Streckungszone, in der anderen Hälfte aber findet Eiweißabbau bei noch andauernder Volumenzunahme statt, so daß die ausgewachsene Zelle wieder ebensoviel Eiweiß-N enthält wie etwa in der Mitte der Teilungszone. Die starke Atmung in der Streckungszone geht also zwar einem sehr regen Eiweiß*umsatz*, aber nicht einer generellen Eiweiß*synthese* parallel.

Aus BROWNS und BROADBENTS (1950) Analyse der Erbsenwurzel geht hervor, daß der Gehalt der einzelnen Zelle an Protein-N von der äußersten Spitze durch beide Wachstumszonen kontinuierlich wächst. Ohne Kenntnis der Zuwachsgeschwindigkeiten beider Zonen kann nicht entschieden werden, wo die stärkere Eiweißsynthese in der Zeiteinheit stattfindet. Aber selbst wenn beim Vergleich von Meristem und Streckungszone der von KOPP (1948) an der Weizenwurzel gefundene Fall einer Parallelität von größter Atmung und stärkstem Stickstoffeinbau bei der Erbse wieder gefunden werden sollte, so liegen in meinen Versuchen die Atmungswerte beider wachsender Zonen sowohl isoliert als auch zusammen (Tabelle 1, *Pisum sativum*, I, II, III) weit unter denen der anschließenden Zone ausgewachsener Zellen (IV). Auch hier bleibt die auffallend niedere Atmungsleistung des wachsenden Gewebes bestehen.

Auf WANNERS (1950) Befunde an der Zwiebelwurzel kann von unserer Fragestellung aus nicht eingegangen werden, denn der *Gesamt*stickstoff, also einschließlich der als Wander- und Speicherformen vorliegenden löslichen Fraktionen, kann nicht ohne weiteres als relatives Maß der Plasmamenge oder der Syntheseleistung gelten.

Auch BÜNNINGS (1953) Schluß von der Temperaturverteilung nach DRAWERTS (1937) Versuchen und von der Verteilung der elektrischen Potentiale nach RAMSHORNS (1934) Messungen, so wertvoll auch diese an intakten Organen gewonnenen Werte sind, kann die alte Anschauung von der hohen Atmung wachsender Zonen nicht stützen, denn selbst wenn sowohl die Temperatur als auch die elektrischen Potentiale ein Maß der Atmung darstellen würden, was zumindest für die letzteren bezweifelt werden muß, so bliebe immer noch unberücksichtigt, in welcher *Plasmamenge* diese Umsetzungen stattfinden. Ganz unverständlich ist, wie WANNER (1944) von der starken Speicherung und *Reduktion* von Methylenblau in der Wurzelspitze, wenn auch unter anaeroben Bedingungen, auf deren große *Oxydationsleistung* schließen kann.

In der Tierphysiologie ist die Tatsache, daß wachsende Carcinomgewebe schwächer als entsprechende ruhende Epithelien atmen, schon seit WARBURGS (1925) Messungen bekannt.

Man könnte einwenden, daß der koagulierbare Stickstoff, auf den sich unsere Messungen beziehen, in den einzelnen Zonen verschiedene Mengen von Stickstoffverbindungen des Zellkerns enthält, dem ja nach Untersuchungen an tierischen Zellen die Fähigkeit zur Oxydation von Kohlenhydraten abgeht. Gerade der Zellkern aber gilt nach CASPERSSON (1941) als hauptsächlicher Ort der Eiweißsynthese und vermag nach LANG und SIEBERT (1951) sehr energisch ATP zu spalten. Es bleibt für unsere Betrachtung zunächst gleichgültig, welche Teile der Zelle die energieliefernden Oxydationen vollziehen und in welchen, möglicherweise anderen Teilen, die gewonnene Energie den Syntheseleistungen nutzbar wird.

Wenn embryonale, zu hoher Plasmasynthese befähigte Gewebe den hierfür nötigen Zustand ihres Plasmas nicht mit Hilfe einer besonders intensiven Atmung herstellen und erhalten, so erhebt sich die interessante Frage, mit welchen Mitteln und auf welchem Wege es die pflanzliche Zelle fertigbringt, Reaktionsbedingungen zu schaffen, welche die Synthese gegenüber dem Abbau begünstigen. Der Energieaufwand zur Synthese selbst dürfte wenig ins Gewicht fallen (vgl. GODDARD 1948); es waren ja auch mehr die noch unbekannten Reaktionsbedingungen, für deren Aufrechterhaltung man bisher geglaubt hatte, eine hohe Atmungsintensität fordern zu müssen (s. BÜNNING 1953).

Der zum Atmungsvorgang gehörende Ausstoß von CO_2 wird im folgenden Abschnitt eingehend diskutiert werden müssen. Als Maß der Atmungsintensität wurde hier ausschließlich die Sauerstoffaufnahme betrachtet, denn wie schon RUHLAND und RAMSHORN (1938) feststellten, stammt gerade bei jungen, wachsenden Organen ein beträchtlicher Teil des produzierten CO_2 nicht aus der Atmung, sondern aus Gärungsprozessen. Und daß diese auch bezüglich der Energiegewinnung keine wesentliche, der aeroben Atmung gleichzusetzende Rolle spielen können, wurde ebenfalls schon von obigen Autoren (S. 507) diskutiert. Freilich ist auch nicht ohne weiteres gesagt, daß aller aufgenommene Sauerstoff zu Reaktionen verwendet wird, deren Bedeutung hauptsächlich in der Energiegewinnung liegt, aber selbst wenn ein Teil davon in teilweise oxydierten Speicher- und „Abfall"-Stoffen festgelegt werden sollte, so scheint der Sauerstoffverbrauch doch immer noch ein recht zuverlässiges Maß für die energieliefernden Atmungsprozesse darzustellen.

In den meristematischen Zonen wurden regelmäßig hohe Respirationsquotienten (>1) gefunden, was die von RUHLAND und ULLRICH (1936) und RUHLAND und RAMSHORN (1938) demonstrierte „aerobe Gärung" embryonaler Gewebe bestätigt. Es sei ausdrücklich darauf

hingewiesen, daß auch bei *Zea Mays* in der meristematischen Spitze und nicht in der Streckungszone Gärung festzustellen ist (vgl. Tabelle 1). Die gegenteilige Anschauung von GODDARD (1950) konnte weder am Silomais noch am badischen Landmais bestätigt werden.

Es liegt nahe, diese Gärung und die wohl mit ihr verknüpfte Neigung zur Reduktion (BETZ 1953) als besondere Leistungen, durch welche sich die wachsenden Wurzelspitzen von älterem Gewebe unterscheiden, mit ihrer auffallenden Fähigkeit, die Synthese trotz geringeren Atmungsstoffwechsels zu begünstigen, in Beziehung zu setzen. Es scheint mir aber noch verfrüht, derartig hypothetische Gedanken eingehender zu diskutieren.

II. Die Kohlendioxydproduktion.

Einleitung.

Im vorhergehenden Abschnitt waren Daten zum Gasumsatz isolierter Wurzelspitzen mitgeteilt worden, unter dem Gesichtspunkt der Atmungs*intensität* aber ausschließlich von der Sauerstoffaufnahme her besprochen worden. Hier sind die Daten der dort veröffentlichten Bilanzversuche hinsichtlich des CO_2-Ausstoßes, ergänzt durch speziell darauf gerichtete Untersuchungen, zu besprechen.

Die Tatsache, daß embryonale Gewebe mehr CO_2 produzieren als der gleichzeitigen Sauerstoffaufnahme entspricht, wurde von RUHLAND und ULLRICH (1936) erstmalig für pflanzliche Objekte beschrieben. Diese Ausscheidung von „Extra-CO_2" bedingt Respirationsquotienten von über 1 und ist mit der völligen Oxydation von Kohlenhydraten als vorherrschender Nahrungsquelle unvereinbar. RUHLAND und RAMSHORN (1938) brachten weitere Analysendaten für diesen Vorgang und vor allem den Nachweis von Gärungsprodukten bei. Zwar konnten solche nur in kleinen Mengen gefunden werden, dies ist aber bei einem Organismus mit ungestörtem Umsatz auch nicht anders zu erwarten. Bestätigt wurden diese hohen Respirationsquotienten wachsender Gewebe durch einige Untersuchungen aus GODDARDs Laboratorium (vgl. GODDARD und MEEUSE 1950), durch KANDLERS (1950, 1953a u. b) Versuche an Maiswurzeln, durch POLLOCKS (1953) Atmungsmessungen an *Acer*-Knospen und schließlich auch durch JAGENDORF und BONNER (1953), welche Autoren bei experimentell erzeugtem Tumorwachstum $RQ > 1$ fanden, was auch schon KLEIN (1952) am Tomatentumor beobachtet hatte. Nicht aufgeführt zu werden braucht die große Zahl von Autoren, welche auch an jungen Geweben nur wenig von 1 abweichende Werte feststellten, denn die Ausscheidung von Extra-CO_2 ist an eine ausreichende Ernährung der Gewebepartien gebunden und sinkt sehr rasch ab, falls keine Vorsorge hierfür getroffen wurde (vgl. RUHLAND und ULLRICH 1936, RUHLAND und RAMSHORN 1938, KANDLER 1950 und Abb. 3 im Abschnitt I der vorliegenden Mitteilung).

Aus der Tatsache, daß der bei Messungen in Wasser rasch sinkende Respirationsquotient durch hinreichende Ernährung über längere Zeit, wenn auch nicht konstant, so doch über dem Wert 1 gehalten werden kann, ist schon zu vermuten, daß es sich um einen normalen Stoffwechselvorgang der betreffenden Zonen handelt. Immerhin aber schiene es doch denkbar, das im Warburg-Versuch gefundene CO_2 könnte nicht im $\pm$ stationären Stoffumsatz während des Versuches gebildet werden, sondern schon in einer vorhergehenden Periode partieller Anaerobiose entstanden sein, z. B. während der Samenkeimung oder in schlecht durchlüfteten tieferen Gewebepartien, und würde während des Versuches lediglich freigesetzt, etwa durch Nachlassen des CO_2-Partialdruckes in der Umgebung, durch Einwirken der meist schwach sauren Untersuchungsflüssigkeit (H_2O, Nährlösung) oder durch Säurebildung, etwa während des Übergangs zur Zellstreckung. Solches an die Plasmakolloide gebundenes oder in deren Imbibitionswasser gelöstes präformiertes CO_2 müßte sich leicht durch verdünnte Säuren austreiben lassen, und wenn ein wesentlicher Teil des im Versuch gemessenen Extra-CO_2 aus dieser Quelle stammen sollte, so müßte sich bei Versuchsbeginn mehr CO_2 austreiben lassen als aus einer Gewebeprobe, welche während einer mehrstündigen Versuchszeit Gelegenheit hatte, einen Teil davon abzugeben. Über solche Versuche wird zu berichten sein.

Einen Hinweis auf Herkunft und Weiterverarbeitung der Gärprodukte können auch Atmungsbilanzversuche geben. Die Gärprodukte sind Stoffe einer höheren Reduktionsstufe als Kohlenhydrate, ihr vermutliches Ausgangsmaterial. Scheiden sie aus dem weiteren Stoffwechsel aus, so muß ein längeres Organstück, dessen ältere Zonen mit einem $RQ = 1$ atmen, so viel Extra-CO_2 abgeben, als seinem Anteil an meristematischem Gewebe entspricht. Scheidet aber das längere Stück weniger CO_2 aus, oder haben gar die isolierten älteren Zonen einen $RQ < 1$, so ist zu vermuten, daß dort Produkte einer höheren Reduktionsstufe veratmet werden, möglicherweise etwa die Gärungsprodukte des Meristems. Die aerobe Gärung wäre dann lediglich ein räumlich getrennter vollständiger Oxydationszyklus, dessen Ursache vielleicht in einer verschiedenen Enzymaktivität der einzelnen Zonen läge. Die Bedeutung einer solchen Trennung könnte möglicherweise darin liegen, daß sich die Pflanze mit ihrer Hilfe Räume verschiedenen Oxydations-Reduktionspotentials schafft, wie wir ja tatsächlich in wachsenden Wurzelspitzen eine hohe Reduktionsleistung feststellen können (BETZ 1953). Denkbar allerdings wäre auch der umgekehrte Prozeß. Würden ältere Gewebezonen, in denen ja vielfach $RQ < 1$ beobachtet wird, mehr O_2 aufnehmen als ihrer CO_2-Abgabe entspricht, und diesen Extra-O_2 zum Aufbau höher oxydierter organischer Säuren

benützen, welche dann teilweise ans Meristem abgegeben würden, so könnte deren oxydativer Abbau die dort bekannten hohen RQ erklären. Atmungsversuche allein können darüber allerdings keinen Aufschluß geben, aber sie können zunächst einmal darauf hinweisen, ob überhaupt mit einer derartigen Arbeitsteilung zwischen Meristem und älteren Zonen zu rechnen ist.

Präformiertes CO_2.

Wurzelspitzen wurden wie üblich mit der entsprechenden Nährlösung in Warburg-Gefäße gebracht und bei 3 Gefäßpaaren sofort nach dem Schließen der Manometer, bei drei weiteren nach 3stündiger Versuchszeit 0,1 ml 1 *n* Trichloressigsäure zugekippt. Wegen der geringen Flüssigkeitsmengen erfolgt eine gründliche Durchmischung nicht von selbst, sondern erfordert ein sehr sorgfältiges mehrmaliges Umschwenken der Gefäße. Werden nicht sofort sämtliche Organteile benetzt, so läuft die Atmung noch etwas weiter und verfälscht das Ergebnis. Bei einiger Übung läßt sich aber eine prämortale O_2-Aufnahme fast völlig unterbinden. In Tabelle 6 sei das Ergebnis einiger derartiger Versuche mitgeteilt.

Tabelle 6. *In Wurzelgewebe durch Trichloressigsäure austreibbares CO_2 (Durchschnitt aus 3 Gefäßpaaren).*

Objekt	Zone	RQ	QO_2	QCO_2	Extra-CO_2 in 3 Std /100 mg Fr-Gew.	Durch TCE freigesetztes CO_2/100 mg Fr.-Gew.	
						Beginn	Ende
Pisum sativum	0—5 mm	1,38	−49	+67	+55	14,8	16,1
Pisum sativum	0—5 mm	1,24	−63,5	+79	+45	12,8	14,8
Zea Mays (Bad. Landmais)	0—4 mm	1,6	−43	+69	+77	25	9
Zea Mays (Bad. Landmais)	0—4 mm	1,9	−32	+60	+90	12,5	16
Zea Mays (Silomais)	0—5 mm	1,52	−33,5	+51	+77	7	12

Die Unterschiede zwischen zu Versuchsbeginn und am Versuchsende austreibbarem CO_2 liegen nicht außerhalb der Fehlergrenze, es kann daher weder eine Retention noch eine Freisetzung von CO_2 behauptet werden. Aber die absoluten Werte des im Gewebe vorhandenen CO_2 stehen in keinem Verhältnis zu dem in der Versuchszeit gebildeten Extra-CO_2. Damit wäre der Einwand, das überschüssig ausgeschiedene CO_2 der Meristeme stamme aus einer früheren anaeroben Phase, als erledigt zu betrachten.

Kohlendioxydproduktion isolierter Wurzelstücke.

Aus den im I. Abschnitt mitgeteilten Versuchen mit *Pisum sativum*[1] ergibt sich das in Tabelle 7 dargestellte Bild der Produktion von überschüssigem CO_2 (μl CO_2/100 Organteile · Std, aus dem Umsatz der ersten 3 Versuchsstunden errechnet). Als Maß der Streuung ist wieder der mittlere Fehler (σ_m) beigefügt.

Tabelle 7.

Zone	Extra-CO_2 (gemessen)	Berechnet: aus	Berechnet: Extra-CO_2	Vergleich zwischen gemessenen und errechneten Werten
I. 0—2 mm	$\sigma_m=$ $+56 \pm 2{,}89$		$\sigma_m=$	
II. 2—5 mm	$+50 \pm 4{,}46$			
III. 0—5 mm	$+116 \pm 20{,}16$	I+II	$+106 \pm 5{,}33$	Differenz nicht gesichert. (Auch nicht mit 95% Wahrscheinlichk.)
IV. 5—10 mm	$+26 \pm 12{,}28$			
V. 0—10 mm	$+42 \pm 22{,}66$	I+II+IV	$+132 \pm 13{,}40$	Differenz gesichert (99,73%)
		III+IV	$+142 \pm 23{,}63$	Differenz gesichert (99%)
		I+VI	$+81 \pm 17{,}13$	Differenz nicht gesichert. (Auch nicht mit 95% Wahrscheinlichk.)
VI. 2—10 mm	$+25 \pm 16{,}88$			

Die Daten dieser Tabelle sind Durchschnittswerte der Differenz jeweils zweier Meßgrößen. Deren individuelle Fehler gehen selbstverständlich in diese Zahlen ein. Der Fehler muß daher viel größer erscheinen, weil er sich nun auf den kleinen Differenzbetrag auswirkt, während er sich bei den Meßwerten selbst auf viel größere Zahlen bezogen hatte. Die Extra-CO_2-Werte können daher nur der Größenordnung nach als reell gelten.

Die Summe des ausgeschiedenen Extra-CO_2 beider wachsender Abschnitte (I und II) entspricht ziemlich genau der Menge, welche der beide Zonen umfassende Abschnitt III produziert. Nimmt man aber die bereits ausgewachsene Zone IV hinzu, so liefert das längere Stück (V und auch VI) weit weniger Extra-CO_2, als man aus der Summe der Teile erwarten müßte. Der Schnitt bei 5 mm scheint eine bedeutende

[1] Obwohl auch bei *Zea Mays* ähnliche Verhältnisse vorzuliegen scheinen, mußte auf eine Auswertung dieser Versuche verzichtet werden, weil sich wegen der kleineren Versuchszahlen keine statistische Sicherung durchführen ließ.

Umstellung des Stoffwechsels herbeizuführen, denn (I + II + IV) und (III + IV) scheiden etwa 3mal so viel Extra-CO_2 aus wie die entsprechende Zone V. Der Schnitt bei 2 mm dagegen kann keinen wesentlichen Einfluß haben, denn einmal sind die Werte von (I + II) ungefähr gleich dem von III, andererseits aber liefert VI weniger Extra-CO_2 als V. Legt man der Überlegung den extremsten Fall zugrunde, alles Extra-CO_2 der Abschnitte IV und VI, also solcher mit je zwei (allerdings nicht genau gleichwertigen) Schnittflächen, rühre in voller Höhe von der Präparation her, so liegen die Werte von III und V, also von Abschnitten mit nur einer Schnittfläche, immer noch deutlich höher. Dies zeigt, daß deren Ausscheidung von überschüssigem CO_2 nicht in vollem Umfang von der Präparation herrühren kann, dieses also zumindest teilweise aus dem unverletzten Meristem stammt.

Auf Grund experimenteller Erfahrung haben schon Ruhland und Ullrich (1936) gegen die Anschauung Stellung genommen, wonach der hohe Respirationsquotient embryonaler Gewebe nur von der Präparation herrühren solle. Unsere Befunde bestätigen dies für die meristematische Zone, lassen es aber wahrscheinlich erscheinen, daß in den jüngst ausgewachsenen Teilen doch eine geringfügige Gärung durch den experimentellen Eingriff ausgelöst wird.

Aus Tabelle 3 im I. Abschnitt war zu erschließen, daß die Zone IV im Verband mit den anderen wesentlich mehr Sauerstoff verbrauchen dürfte als isoliert. Rechnet man damit auch bei dieser Betrachtung, so ist die Diskrepanz leicht erklärlich.

Es ist also festzustellen, daß zwar alle Zonen mehr CO_2 produzieren als ihrer gleichzeitigen Sauerstoffaufnahme entspricht, daß aber eine echte Gärung nur in der meristematischen Zone und vielleicht der jüngsten Streckungszone vorliegen dürfte, in den älteren Zonen aber wohl erst durch die Präparation hervorgerufen wird. Wenn unsere Messungen auch nur der Größenordnung nach dem unbeeinflußten Stoffwechsel entsprechen, ist sogar anzunehmen, daß die jüngste Zone ausgewachsener Zellen (IV) im Verband mit den anderen Teilen so viel Extra-O_2 aufnimmt, daß die Gärung des embryonalen Gewebes bei der Analyse größerer Partien teilweise verdeckt wird. Dann aber muß das Meristem in situ recht beträchtlich gären, entsprechend den dort selbst gemessenen Werten, oder vielleicht noch weit stärker, und möglicherweise gären auch noch die jüngeren Zellen der Streckungszone. Für eine bedeutende Gärung in situ spricht die Beobachtung, daß im Versuch die CO_2-Produktion sehr stark absinkt, weit stärker als die O_2-Aufnahme (Abb. 1 und 2 im I. Abschnitt), was darauf hinweist, daß durch die Präparation gerade die Gärung am empfindlichsten getroffen wird, und daß sie in intakten Organen eine weit größere Rolle spielen könnte (vgl. Ruhland und Ramshorn 1938, S. 498). Auch die zu

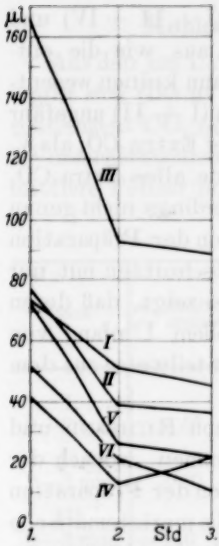

Abb. 4. *Pisum sativum.* Ausscheidung von Extra-CO_2 (µl/100 Organteile).

vermutende Umstimmung durch den experimentellen Eingriff in der jüngsten Zone ausgewachsener Zellen (IV), nämlich Sinken der O_2-Aufnahme, Steigen der Gärung, könnte im Sinne obiger Autoren mit einer Rückkehr zum embryonalen Zustand bei beginnender Wundregeneration erklärt werden (vgl. die dort beschriebene ähnliche Wirkung von Gewebepreßsäften und Wuchsstoffen). Eine eingehende Diskussion dieser Frage aber scheint mangels weiterer experimenteller Erfahrungen verfrüht.

Ist nun die O_2-Aufnahme, wenigstens bei etwas größeren Gewebepartien und in einer geeigneten Nährlösung, recht konstant (vgl. Abb. 1, 2 und 3), so ist es die CO_2-Produktion hingegen nicht. Schon aus Abb. 1 und 2 geht hervor, wie stark die CO_2 Ausscheidung in der Versuchszeit absinkt. Noch eindrucksvoller wird dies, wenn man das Verhalten des Extra-CO_2 in der Zeit verfolgt (Abb. 4). Besonders wesentlich erscheint, daß es hier keinen Unterschied zwischen den einzelnen Zonen verschiedener Länge und verschiedenenen Verletzungsgrades gibt, die Extra-CO_2-Produktion sinkt in allen Zonen mit etwa derselben Geschwindigkeit ab. Dieses Verhalten ist recht auffällig, denn es ist schwer verständlich, daß eine Schnittführung, welche Zellen so verschiedener physiologischer Leistung und zu einem so unterschiedlichen Prozentsatz verletzt, jedesmal denselben Effekt hervorbringen soll. Immerhin zeigt es, daß auch in den längeren Partien (0—10 mm) selbst in einer Nährlösung, welche unbegrenztes Wachstum ermöglicht, kein ganz konstanter und kein völlig ausgeglichener Stoffwechsel besteht.

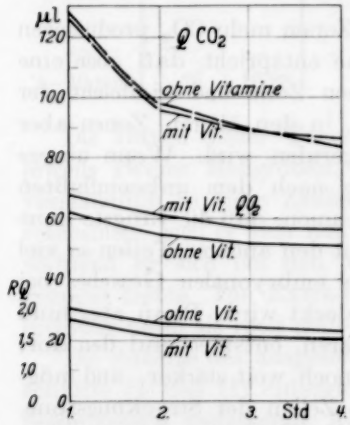

Abb. 5. *Pisum sativum.* Wurzelspitzen 0—2 mm Zone. Atmung in Nährlösung ohne Vitaminzusatz und in Nährlösung mit Aneurin (1 mg/l) und Nicotinsäure (5 mg/l).

Einfluß von Aneurin und Nicotinsäure.

Wie aus Abb. 5 hervorgeht, vermag die Zugabe von Vitamin B_1 und Nicotinsäure in dem von TORREY (1954) zur Organkultur empfohlenen Mengenverhältnis den Verlauf des Gaswechsels isolierter *Pisum*-Wurzelspitzen in den ersten 3 Versuchsstunden nicht grundlegend zu beeinflussen,

und zumindest das Absinken der CO_2-Produktion nicht zu verhindern. (Die Differenz ist statistisch nicht gesichert.)

Diskussion.

(Bezüglich der Intensität des Gasumsatzes s. S. 390.)

Einen Hinweis, in welcher Richtung sich ein isoliertes und in Nährlösung gebrachtes Organstück verändert, geben die Beobachtungen von Brown und Wightman (1952) und Wightman und Brown (1953). Nach diesen Autoren zeigen längere Wurzelsegmente in Kultur besseres Wachstum und regere Teilungsintensität als kurze. Allgemein aber sinkt die meristematische Aktivität stets nach der Inokulation. Es ist damit zu rechnen, daß auch in unserem Fall, wie stets bei sistiertem Teilungswachstum, die Differenzierung spitzenwärts fortschreitet unter $\pm$ weitgehendem Verbrauch der embryonalen Partien (vgl. für dieses Fortschreiten der Differenzierung bei sistiertem Wachstum Addicott (1941), Almestrand (1949), Street und McGregor (1952) und Ihm (1954). Dies würde heißen, daß sich kleine, vorwiegend embryonale Gewebeproben in Kultur zunächst einen Bestand an älteren Zellen verschiedenen Reifegrades aufbauen. Und selbst wenn sie dann mit dem meristematischen Wachstum fortfahren, so läßt sich eben nur der Stoffwechsel des ganzen Komplexes, aber nicht der des embryonalen Teiles für sich verfolgen. So ließe sich das beobachtete Sinken der CO_2-Ausscheidungen auch in Nährlösungen, welche an sich ein unbegrenztes Wachstum ermöglichen, als der sinkenden meristematischen Aktivität parallelgehend verstehen. Es bleibt zunächst die interessante Frage offen, welche Stoffe zwischen embryonalen und ausgewachsenen Zellen ausgetauscht werden müssen, wenn einmal ein kontinuierliches embryonales Wachstum, zum anderen eine konstante Extra-CO_2-Produktion erhalten bleiben soll. Aus Wightmans und Browns Daten (1953, S. 192) geht hervor, daß die meristematische Aktivität am ersten Versuchstag so gut wie ausschließlich von der Länge des Organteiles abhängt, und die Zugabe von Aneurin und Nicotinsäure zunächst ohne Wirkung bleibt. Deren günstiger Einfluß wird erst nach einigen Tagen deutlich. Daraus ist zu vermuten, daß diese Vitamine nicht oder nicht allein durch direkten Eingriff im Meristem ihre fördernde Wirkung entfalten, sondern in etwas älteren Zonen die Produktion von Substanzen kontrollieren, von deren Zufuhr die meristematische Aktivität abhängt. Dem entspricht, daß eine zur Organkultur empfohlene Kombination dieser Vitamine im Kurzversuch auch ohne Wirkung auf den Verlauf des Gasumsatzes ist.

Aus unseren Gaswechselversuchen ist zu vermuten, daß die Meristeme Produkte einer höheren *Reduktions*stufe abgeben, welche dann in den

älteren Zonen weiter verarbeitet werden, oder aber selbst aus diesen mit *hochoxydierten* Intermediärprodukten des Stoffwechsels versorgt werden. RUHLAND und ULLRICH (1936, S. 11) konnten darauf hinweisen, daß ihre oft recht hohen Respirationsquotienten nicht in erster Linie durch die Veratmung hochoxydierter Stoffe (organische Säuren) hervorgerufen sein können. Für unsere weniger stark gärenden Wurzelspitzen kann eine Mitbeteiligung solcher Stoffwechselzwischenprodukte nicht ohne weiteres abgelehnt werden. Um welche Substanzen es sich hierbei handelt, und in welcher Richtung dieser Austausch tatsächlich abläuft, oder auch wie weit ein solcher in beiden Richtungen erfolgt, muß als völlig ungeklärt zunächst beiseite bleiben. Eine interessante Parallele findet der zu vermutende Austausch von Intermediärprodukten in den Vorstellungen KURSSANOWS (1954), nach denen die Wurzel verschiedene Produkte partieller Oxydation von Kohlenhydraten an den Sproß abgeben soll.

Zusammenfassung.

Es werden Daten über den Protein-Stickstoffgehalt und die Atmung isolierter Wurzelabschnitte von *Zea Mays* und *Pisum sativum* mitgeteilt und nach Prüfung ihrer Zuverlässigkeit festgestllt, daß auf den Protein-N bezogen die Meristeme beider Objekte weniger intensiv atmen als die Streckungszonen, welch letztere bei der Erbse sogar noch von der jüngsten Zone ausgewachsener Zellen übertroffen wird.

Wie schon von RUHLAND und ULLRICH (1936) und RUHLAND und RAMSHORN (1938) festgestellt wurde, scheiden isolierte Wurzelspitzen mehr CO_2 aus, als ihrer gleichzeitigen O_2-Aufnahme entspricht, d. h. sie gären. Dieses Extra-CO_2 stammt nicht aus einer früheren Phase partieller Anaerobiose, muß also während des Versuches gebildet werden. Längere Abschnitte liefern weniger Extra-CO_2, als ihrem Anteil embryonaler Gewebe entspricht. Neben einer Steigerung der Gärung durch die Präparation, besonders in den jüngst ausgewachsenen Partien, ist aus dem Gaswechsel auf einen Austausch von Intermediärprodukten zu schließen, deren weitere Verarbeitung zu dem nahezu ausgeglichenen Gaswechsel längerer Wurzelspitzen führen dürfte. Die CO_2-Produktion sinkt während der Versuchszeit ganz erheblich ab, die Ausscheidung von Extra-CO_2 mit ähnlicher Geschwindigkeit auch in Proben verschiedener Ausgangslänge. Möglicherweise vorhandene Beziehungen zwischen diesem Verhalten und dem bekannten Sinken der meristematischen Aktivität isolierter Organteile werden diskutiert.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die materielle Unterstützung meiner Versuche.

Literatur.

ADDICOTT, F. T.: Vitamin B_1 in relation to meristematic activity of isolated pea roots. Bot. Gaz. **100**, 836—843 (1939). — Effects of root-growth hormones on the meristem of excised pea roots. Bot. Gaz. **102**, 576—581 (1941). — ALMESTRAND, A.: Studies on the growth of isolated roots of barley and oats. Physiol. Plantarum (Copenh.) **2**, 372—387 (1949). — BALL, E: Differentiation in the primary shoots of Lupinus albus L. and Tropaeolum majus L. Symposia Soc. exper. Biol. **2**, 246—262 (1948). — BETZ, A.: Untersuchungen über Verhalten und Wirkung der Vitalfarbstoffe Prune pure und Akridinorange sowie Beobachtungen über das Reduktions-Oxydationspotential in Zellen höherer Pflanzen. Planta (Berl.) **41**, 323—357 (1953). — BROWN, R., and D. BROADBENT: The development of cells in the growing zones of the root. J. of exper. Bot. **1**, 249—263 (1950). — BROWN, R., and F. WIGHTMAN: The influence of mature tissue on division in the meristem of the root. J. of exper. Bot. **3**, 253—263 (1952). — BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. 1953. — CALDWELL, J., and J. MEIKLEJOHN: Observations on the oxygen uptake of isolated plant tissue. Ann. of Bot., N. S. **1**, 477—498 (1937). — CASPERSSON, T.: Studien über den Eiweißumsatz der Zelle. Naturwiss. **29**, 33—43 (1941). — ELIASSON, L.: The connection between the respiratory gradient and the growth rate in wheat roots. Physiol. Plantarum (Copenh.) **8**, 374—388 (1955). — ERICKSON, R. O., and D. R. GODDARD: An analysis of root growth in cellular and biochemical terms. Growth **10**, Suppl., 89—116 (1951). — GODDARD, D. R.: Metabolism in relation to growth. Growth Symposium **12**, 17—45 (1948). — GODDARD, D. R., and B. J. D. MEEUSE: Respiration of higher plants. Annual Rev. Plant Physiol. **1**, 207—232 (1950). — IHM, P.: Experimentelle Untersuchungen an isolierten Wurzelspitzen. Z. Bot. **42**, 191—214 (1954). — JAGENDORF, A. T., and D. M. BONNER: An atypical growth of cabbage seedling roots. III. Tissue culture and physiological comparisons of typical and atypical roots. Plant Physiol. **28**, 415—427 (1953). — KANDLER, O.: Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Atmungsstoffwechsel und Wachstumsvorgängen bei in vitro kultivierten Maiswurzeln. Z. Naturforsch. **5b**, 203—211 (1950). — Über den „synthetischen Wirkungsgrad" in vitro kultivierter Embryonen, Wurzeln und Sprosse. Z. Naturforsch. **8b**, 109—117 (1953). — KANDLER, O., u. A. VIEREGG: Über den Einfluß von β-Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter Maiswurzeln und Spargelsprosse. Planta (Berl.) **41**, 613—641 (1953). — KLEIN, R. M.: Nitrogen and phosphorus fractions, respiration and structure of normal and crown gall tissues of tomato. Plant Physiol. **27**, 335—354 (1952). — KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Dresden u. Leipzig 1943. — KOPP, M.: Über das Sauerstoffbedürfnis wachsender Pflanzenzellen. Ber. schweiz. bot. Ges. **58**, 283—318 (1948). — KURSSANOW, A. L.: Der Kreislauf der organischen Substanzen in der Pflanze und die Tätigkeit des Wurzelsystems. Akad. Wiss. UdSSR., Moskau-Leningrad **1954**, 131—141. — La circulation des substances organiques et le rôle de l'appareil radiculaire. Vortr. auf dem VIII. Internat. Kongr. für Bot., Paris 1954. — LANG, K. u. G. SIEBERT: Untersuchungen über Stoffwechselvorgänge in isolierten Zellkernen. Biochem. Z. **322**, 196—204 (1951). — LÖWENECK, M.: Untersuchungen über Wurzelatmung. Planta (Berl.) **10**, 185—228 (1930). — POLLOCK, B. M.: The respiration of acer buds in relation to the inception and termination of the winter rest. Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 46—64 (1953). — RUHLAND, W., u. K. RAMSHORN: Aerobe Gärung in aktiven pflanzlichen Meristemen. Planta (Berl.) **28**, 471—514 (1938). — RUHLAND, W., u. H. ULLRICH: Aerobe Gärung in wachsenden Pflanzengeweben. Ber. sächs. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. **88**,

11—20 (1936). — Street, H. E., and S. M. McGregor: The carbohydrate nutrition of tomato roots. The effect of external sucrose concentration on the growth and anatomy of excised roots. Ann. of Bot. **16**, 185—205 (1952). — Torrey, J. G.: The role of vitamins and micronutrient elements in the nutrition of the apical meristem of pea roots. Plant Physiol. **29**, 279—287 (1954). — Umbreit, W. W., R. H. Burris u. J. F. Stauffer: Manometric techniques and tissue metabolism. Minneapolis 1949. — Wanner, H.: The zonal graduation of respiratory intensity in the root. Ark. Bot. (Stockh.) A **31**, Nr 9, 1—9 (1944). — Histologische und physiologische Gradienten in der Wurzelspitze. Ber. schweiz. bot. Ges. **60**, 404—412 (1950). — Warburg, O.: Über den Stoffwechsel der Tumoren. Berlin 1926. — Weber, E.: Grundriß der biologischen Statistik. Jena 1948. — Wightman, F., and R. Brown: The effects of thiamin and nicotinic acid on meristematic activity in pea roots. J. of exper. Bot. **4**, 184—196 (1953).

Dr. A. Betz, Bonn, Botanisches Institut der Universität, Meckenheimer Allee 170.

Planta, Bd. 46, S. 403—407 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen.

FÖRDERUNG DER BLÜTENBILDUNG DURCH HEMMUNG DER VEGETATIVEN ENTWICKLUNG.

Von

WOLFGANG HAUPT.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 29. Juli 1955.)

In einer vorhergehenden Untersuchung (HAUPT 1954) war festgestellt worden, daß Sproßgipfel von Erbsen, die von ihrer Unterlage entfernt werden, an früheren Knoten zur Blüte kommen als die Kontrollen, gleichgültig, ob sie weiterhin von den Unterlagen getrennt bleiben und als Stecklinge bewurzelt werden oder ob sie wieder auf ihre (noch nicht blühreifen) Unterlagen aufgepfropft werden. Es wurde die Vermutung geäußert, daß diese Blühförderung auf die Entwicklungsverzögerung zurückzuführen ist. Daher soll nun versucht werden, durch mehrfache Wiederholung dieser Behandlung die Entwicklungsverzögerung und damit die Blühförderung zu verstärken.

Methodik und Versuchsergebnisse.

Die Sorte „Aldermann" (AL) von *Pisum sativum* erwies sich als günstig für die Versuche, da sie spät blüht und somit einen genügend langen Spielraum für experimentelle Eingriffe bietet. Außerdem geht die Adventivwurzelbildung leicht vonstatten. Wie Vorversuche ergaben, blüht die Sorte AL unter sonst gleichen Bedingungen im Dauerlicht und Langtag (16 Std) am 17.—18. Knoten, im Kurztag (9 Std) am 21.—23. Knoten. Dies entspricht einer Angabe von HÄNSEL (1954), nach der die spätblühenden Erbsensorten Langtagcharakter haben. Daher wurden — wenn nicht anders vermerkt — die Versuche im 9stündigen Kurztag (Gewächshausbedingungen) durchgeführt.

Die Erbsen wurden über Nacht gequollen und zu mehreren in Töpfe von 10 cm ⌀ gesteckt (nach dem Aufgehen blieben durchschnittlich 4 Pflanzen in jedem Topf). Bis auf eine Kontrollgruppe („unbehandelt") wurden die Sprosse aller Pflanzen nach 6—7 Tagen oberhalb der Kotyledonen (also unterhalb Blatt I) abgeschnitten und zur Bewurzelung wieder in Erde gesteckt (zu diesem Zweck kam über die für Erbsen zweckmäßige schwere Gartenerde eine 1 cm hohe Schicht sandige Erde). Hierdurch wurden alle Pflanzen 7—10 Tage in ihrer Weiterentwicklung gehemmt. Ein Teil dieser Pflanzen blieb weiterhin unbehandelt (Kontrolle „einfache Stecklinge"), ein anderer Teil wurde anschließend noch ein 2. und 3. Mal in gleicher Weise behandelt[1] (Versuch „3fache Stecklinge"): Sobald Blatt IV oder

[1] Eine 4. Behandlung (unter Blatt X—XII abgeschnitten) dürfte keine Wirkung mehr gehabt haben, da zu diesem Zeitpunkt die Blütenbildung bereits determiniert sein mußte.

V und wieder VII, VIII oder IX entfaltet war (innerhalb eines Versuches einheitlich), wurde der Sproß unter diesem abgeschnitten und erneut als Steckling gesetzt, was wieder je eine etwa 7tägige Hemmung der Weiterentwicklung bedingte. Die Pflanzen einer 3. Gruppe schließlich wurden in den gleichen Stadien wie die der 2. noch zweimal als Stecklinge gesetzt, jedoch nicht unter dem gerade entfalteten Blatt geschnitten sondern etwa 2 Knoten tiefer, so daß die Stecklinge stets noch einige ältere Blätter enthielten (Versuch „3fache Stecklinge mit alten Blättern"). Die Stecklinge dieser Gruppe bewurzelten sich wesentlich schlechter, so daß stets nur wenige Pflanzen auswertbar waren.

Die Temperatur konnte nicht konstant gehalten werden; da sie jedoch nach REATH und WITTWER (1952) ebenfalls die Blütenbildung modifizieren kann[1],

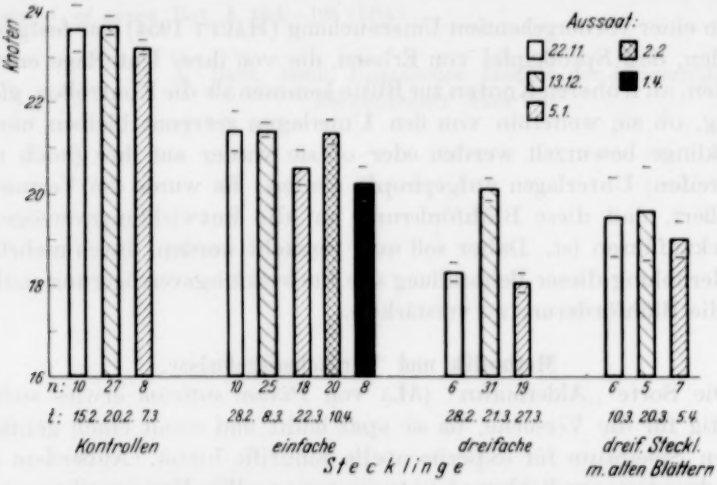

Abb. 1. Ort der Blütenbildung unter dem Einfluß verschieden starker Entwicklungsverzögerung. Ordinate: Knotenmittelwerte (mit mittlerem Fehler) der ersten Blütenanlage bei der auf der Abszisse angegebenen Behandlung. Säulen gleicher Schraffur bedeuten gleichen Aussaattermin. Mittlerer Determinationszeitpunkt der Blütenbildung (t) und Anzahl Einzelpflanzen (n) unter jeder Säule angegeben.

könnten die Ergebnisse dadurch verfälscht werden, daß die Versuchsgruppen mit starker Entwicklungsverzögerung unter anderen Temperaturbedingungen zur Blütenbildung kommen als die wenig verzögerte Kontrolle. Deshalb wurde der ganze Versuch mehrmals in Abständen von etwa 3 Wochen wiederholt, so daß die Versuchsgruppen nicht nur mit den Kontrollen gleicher Aussaat verglichen werden können, sondern auch mit denen der nächst späteren.

In Abständen von 7 oder 14 Tagen wurde von allen Pflanzen das Entwicklungsstadium (jüngste makroskopisch erkennbare Blattanlage) festgestellt und aus den daraus konstruierten Entwicklungskurven der ungefähre Zeitpunkt der Blüten-Determination bestimmt: Entwicklungsstadium + 7 Knoten = jüngstes mikroskopisch erkennbares Blatt; im Zeitpunkt der Blütendetermination ist das Blatt am vorletzten Knoten vor dem blütenbildenden gerade mikroskopisch zu erkennen (HAUPT 1952).

[1] Eigene, noch unvollständige Beobachtungen deuten darauf hin, daß nicht nur der Blüh*termin* durch Temperaturerhöhung vorverlegt wird, sondern die Blütenbildung auch an einem früheren Knoten erfolgt.

Die Ergebnisse eines Versuches (Winter 1954/55) sind in Abb. 1 dargestellt; 2 weitere Versuche, die im Frühjahr und Herbst 1954 durchgeführt wurden, gaben gleiche Resultate. Zunächst bestätigt sich in nahezu allen Fällen die Beobachtung, daß die einfachen Stecklinge ein bis zwei Knoten früher blühen als die unbehandelten Kontrollen. Erwartungsgemäß blühen die 3fachen Stecklinge weitere ein bis drei Knoten früher als die einfachen. Die 3fachen Stecklinge mit alten Blättern zeigen kein grundsätzlich anderes Verhalten als die ohne, so daß es nicht lohnend erscheint, das noch etwas spärliche Material dieser Gruppe zu vermehren. Die Differenzen zeigen sich in gleicher Weise, wenn nicht die Gruppen gleicher Aussaat, sondern annähernd gleicher Determinationszeitpunkte verglichen werden.

In einem der nicht dargestellten Versuche wurde eine weitere Gruppe einfacher Stecklinge zweimal bis auf die Gipfelknospe entblättert; die Pflanzen befanden sich hierbei in den Stadien, in denen die 3fachen Stecklinge zum zweiten und dritten Mal geschnitten wurden, so daß jene im Verlust der älteren Blätter mit den 3fachen Stecklingen vergleichbar sind, ohne jedoch gegenüber den einfachen Stecklingen eine Entwicklungsverzögerung zu erfahren. In der Blütenbildung stimmten die Pflanzen dieser Gruppe völlig mit den einfachen Stecklingen überein.

Es liegt nahe zu versuchen, durch noch stärkere Eingriffe die Blütenbildung noch weiter relativ zu fördern. Da es jedoch (auch nach anderen Versuchen) den Anschein hat, als ob die Blütenbildung im Kurztag nicht mehr erheblich unter den 18. Knoten herabgedrückt werden kann (sofern sie nicht durch blühfähige Unterlagen induziert wird), erscheinen derartige Versuche wenig aussichtsreich.

Als Ergänzung zeigt Tabelle 1 einen andersartigen Versuch, der wegen seiner schlechten Ausbeute nicht wiederholt wurde, jedoch die Ergebnisse der oben genannten Versuche bestätigt.

Tabelle 1. *Wirkung einer Entwicklungsverzögerung durch Pfropfung auf die Blütenbildung des Pfropfreises.*

Knotenmittelwerte der ersten Blütenanlage (Anzahl Einzelwerte in Klammern) bzw. Einzelwerte.

Behandlung	Kurztag	Dauerlicht
Pfropfung AL auf *Soja*	18; 18; 19	15; 16
Kontrollen: Steckling AL	20,5 ± 0,34 (6)	17; 17; 18; 18
Pfropfung AL auf alte AL (Induktion durch blühreife Pflanze)	14,8 ± 0,40 (6)	14,2 ± 0,32 (9)
Unbehandelt (intakte Pflanze)	23,9 ± 0,55 (10)	18,4 ± 0,32 (8)

Junge AL-Sprosse (Blatt III entfaltet) wurden auf 6 Wochen alte *Soja* Peking (Kurztagpflanze, im Langtag aufgewachsen) gepfropft und anschließend zur Hälfte in Kurztag, zur Hälfte in Dauerlicht (Tageslicht ergänzt durch 3 Osram HNT 25 W) gebracht. Als Folge einer Entwicklungsverzögerung von mehreren Wochen trat die Blütenbildung 2 Knoten

früher als bei den Stecklingskontrollen ein. Die Unterschiede können als sicher gelten, obwohl nur 5 von den 32 Pfropfungen nicht vorzeitig welkten. Eine Erklärung des Ergebnisses durch Übertragung des Blühimpulses von der Soja erscheint ausgeschlossen, da die Kurztag- und Dauerlicht-Unterlagen sonst verschieden wirken müßten und da eine Induktion durch blühfähige Unterlagen (alte AL) wesentlich stärker wirkt. Außerdem ist diese Übertragung unwahrscheinlich, da sie nach HEINZE, PARKER u. BORTHWICK (1942) jedenfalls zwischen *Soja* und *Phaseolus* nicht möglich ist.

Diskussion.

Wenn die Ergebnisse so gedeutet werden, daß Entwicklungsverzögerung eine „Blühförderung" hervorruft, darf dies nicht so aufgefaßt werden, als ob dadurch eine Beschleunigung der Vorgänge verursacht würde, die zur Blütenbildung führen — dies müßte sich auch in einer zeitlichen Verfrühung äußern. Es soll damit vielmehr gesagt werden, daß durch die operativen Eingriffe die vegetative Entwicklung stärker gehemmt wird als die zur Blütenbildung führenden Vorgänge. Ob diese völlig unabhängig von jenen ablaufen, kann aus derartigen Versuchen nicht entschieden werden, da durch die Eingriffe auch Faktoren verändert werden, die mit großer Wahrscheinlichkeit direkt auf die zur Blütenbildung führenden Vorgänge wirken: Ernährungsverhältnisse (z. B. v. DENFFER 1940), Blattgröße sowie Verhältnis junger und alter Blätter zueinander (z. B. BÜNNING 1952)[1]. Immerhin ergaben die Versuche, in denen die Blätter als mutmaßliche „Blühhormon"-Produzenten weitgehend erhalten blieben, keine abweichenden Resultate.

Die wichtigste Folgerung aus den vorliegenden Ergebnissen ist die, daß bei Beurteilung irgendwelcher Einflüsse auf den Ort der Blütenbildung stets auch das Ausmaß der Entwicklungshemmung zu berücksichtigen und seine eventuelle Wirkung zu diskutieren ist, wie es bereits BORTHWICK und PARKER (1940) zur Erklärung komplexer photoperiodischer Wirkungen bei *Soja* vorschlugen.

Zusammenfassung.

Werden junge Erbsensprosse abgeschnitten und als Stecklinge gesetzt, so tritt die Blütenbildung 1—2 Knoten früher als an den Kontrollen ein. Eine weitere Verfrühung um durchschnittlich 2 Knoten ist möglich, wenn die Sprosse mehrmals wieder abgeschnitten und erneut als Stecklinge gesetzt werden. Eine ähnliche Herabsetzung der Blattzahl bis zur ersten Blüte wird erreicht durch eine Pfropfung, bei der die Reiser extrem

[1] Solche Faktoren sind vermutlich dafür verantwortlich, daß der gleiche Versuch mit der Erbsensorte „Schweizer Riesen" keine klaren Ergebnisse brachte.

spät ihr Wachstum wieder aufnehmen (Erbse auf *Soja*). Es handelt sich nicht um eine echte Förderung der Blütenbildung, sondern um eine relative Verschiebung vegetativer und generativer Tendenzen.

Die Arbeit wurde durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt, wofür ich auch hier meinen Dank aussprechen möchte. Ferner danke ich Herrn cand. rer. nat. W. Könitz für seine Hilfe bei der Durchführung der Versuche.

Literatur.

Borthwick, H. A., and M. W. Parker: Floral initiation in Biloxi soybeans as influenced by age and position of leaf receiving photoperiodic treatment. Bot. Gaz. **101**, 806 (1940). — Bünning, E.: Über die Ursachen der Blühreife und Blühperiodizität. Z. Bot. **40**, 293 (1952). — Denffer, D. v.: Über die Wechselbeziehungen zwischen Stickstoffbedürfnis und photoperiodischer Reaktion bei einigen Lang- und Kurztagpflanzen. Planta (Berl.) **31**, 418 (1940). — Hänsel, H.: Vergleich der Konstanz verschiedener „Blühzeit"-Maße im Langtag in Hinblick auf Sortencharakteristik und Erbversuch bei *Pisum sativum*. Züchter **24**, 77 (1954). — Haupt, W.: Untersuchungen über den Determinationsvorgang der Blütenbildung bei *Pisum sativum*. Z. Bot. **40**, 1 (1952). — Die Übertragung blühfördernder Prinzipien bei *Pisum sativum* durch Pfropfung. Z. Bot. **42**, 125 (1954). — Heinze, P. H., M. W. Parker and H. A. Borthwick: Floral initiation in Biloxi soybean as influenced by grafting. Bot. Gaz. **103**, 519 (1942). — Reath, A. N., and S. H. Wittwer: The effects of temperature and photoperiod on the development of pea varieties. Proc. Amer. Soc. Horticult. Sci. **60**, 301 (1952).

Dr. W. Haupt, Tübingen, Botan. Inst. d. Univ., Wilhelmstr. 5.

Planta, Bd. 46, S. 408—413 (1955).

Aus dem Institut für Forstbotanik Eberswalde.

VORKOMMEN VON PEROXYDASE BEI HOLZZERSTÖRENDEN BASIDIOMYCETEN.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von

HORST LYR.

(Eingegangen am 13. August 1955.)

Seit den grundlegenden Beobachtungen von BAVENDAMM (1928) sind die oxydierenden Fermentsysteme bei holzbewohnenden Pilzen in letzter Zeit wiederholt studiert worden. Durch die Arbeiten von LINDEBERG 1948, FAHRAEUS 1949, LINDEBERG u. HOLM 1952, LINDEBERG u. FAHRAEUS 1952 und FAHRAEUS 1952 wurde Laccase als oxydierendes Ferment bei bodenbewohnenden Hymenomyceten und einigen Holzzerstörern nachgewiesen.

Bei eigenen Untersuchungen an über hundert Arten von holzzerstörenden Pilzen wurde für zahlreiche Arten die Bildung von Laccase bestätigt. Daneben konnte bei einer kleineren Anzahl von Pilzen die Bildung von Peroxydase sichergestellt werden. Diese Tatsache ist besonders interessant, da das Vorkommen dieses Fermentes bei Mikroorganismen bisher als zweifelhaft galt (CHODAT, THEORELL, MYRBÄCK). Auch in der einschlägigen mikrobiologischen Literatur sind kaum Angaben über Peroxydase-Bildung durch Mikroorganismen zu finden, wenn man von der Cytochrom-c-Peroxydase absehen will, die von ABRAMS, ALTSCHUL u. HOGNESS bei Hefe und von LENHOFF u. KAPLAN bei *Pseudomonas fluorescens* nachgewiesen wurde. Dieses Ferment scheint weiter verbreitet zu sein, ist offenbar aber nicht mit den echten Peroxydasen identisch. Fast sämtliche Arbeiten über Peroxydase wurden bisher mit der Meerrettich-Peroxydase durchgeführt.

Für holzbewohnende Pilze wurde in neuerer Zeit ein Vorkommen von Peroxydase neben anderen Fermenten von GARREN für *Polyporus abietinus* mitgeteilt. Bei der nicht ganz zuverlässigen Methode des Nachweises erscheint mir diese Angabe jedoch nicht gesichert, zumal dieser Pilz nach eigenen Beobachtungen reichlich Laccase bildet, die einen Peroxydase-Nachweis erschwert. LAW erwähnt zwar das Vorkommen von Peroxydase, macht aber keine näheren Angaben.

Wie eigene Versuche ergaben, wird die Peroxydase ebenso in die Kulturflüssigkeit ausgeschieden wie z. B. Cellulase oder Laccase (vgl. LINDEBERG, FAHRAEUS 1952). Sie tritt damit als Ekto-Enzym auf, was bei der höheren Pflanze im allgemeinen nicht oder nur in geringem Maße der Fall ist.

Von 103 in Flüssigkeitskultur untersuchten Arten schieden 48 Arten (= 47%) Laccase aus, 13 Arten (= 12%) gaben Peroxydase an die Kulturflüssigkeit ab, während bei der Mehrzahl der restlichen Arten keine Oxydasen nachweisbar waren. Oftmals treten mehrere Oxydasen in der Kulturflüssigkeit auf.

Die Bildung der Peroxydase ist ähnlich wie die der Laccase von der Zusammensetzung des Kulturmediums abhängig. Einzelheiten über den Verlauf der Peroxydase-Produktion und ihre Voraussetzungen sollen zu einem späteren Zeitpunkt mitgeteilt werden.

Peroxydase bildeten folgende Arten:

Inonotus (Polystictus) radiatus Karst.
Inonotus (Polyporus) hispidus Karst.
Phellinus (Fomes) igniarius Quélet
Phellinus igniarius subsp. *pomaceus* Quélet
Phellinus (Trametes) pini Pilát
Phellinus (Fomes) robustus B. et G.
Polystictus tomentosus Karst.
Polystictus tomentosus f. *circinatus* (Fr.)
Stereum spec. von Eiche
Nematoloma (Hypholoma) sublateritium Karst.

Eine schwache Peroxydase-Bildung zeigten ferner *Armillaria mellea*, *Lentinus tigrinus* und *Gloeoporus adustus*.

Mit Sicherheit wurden bisher nur diejenigen Arten erfaßt, die Peroxydase als einziges oxydierendes Ferment oder doch überwiegend bildeten. Letzteres ist z. B. bei *Ph. robustus* und *I. radiatus* der Fall, die außerdem noch geringe Laccase-Aktivität zeigten. Bei reichlicher Laccase-Bildung ist Peroxydase nur unter besonderen Bedingungen nachweisbar. Für einige Arten, die von besonderem Interesse sind, laufen derartige Untersuchungen noch.

Für die weiteren Versuche wurden zunächst Filtrate der Kulturflüssigkeit benutzt. An einer Reinigung der Fermente wird gearbeitet.

In Tabelle 1 ist die Substratspezifität der Pilzperoxydase von *Ph. igniarius* und *Ph. pini* dargestellt. Als Vergleich dienen die aus der Literatur (Theorell) entnommenen Angaben über die Meerrettich-Peroxydase. Zur Ergänzung wurde das Substratspektrum der Laccasen von *Fomes annosus* und *Trametes confragosa* angeführt und mit einschlägigen Literaturangaben (Dawson u. Tarpley, Graubard, Yakushiji) verglichen.

Die Auswertung erfolgte gutachtlich durch Vergleich der auftretenden Farbintensität mit einer aufgekochten Kontrolle. Die unterschiedlichen p_H-Optima der einzelnen Substrate wurden zunächst nicht berücksichtigt. Die Substrate wurden in Konzentrationen von 10^{-2} m angewandt, Tyrosin in gesättigter Lösung, Tannin und Dimethyl-p-phenylen-

Tabelle 1. *Substratspezifität der ungereinigten Fermentlösungen (Kulturflüssigkeiten).*

Substrate	Peroxydase					Laccase		
	Lit. Meerrettich-Peroxydase	*Phellinus igniarius*		*Phellinus pini*		Lit.	*Fomes annosus*	*Trametes confragosa*
		ohne H_2O_2	mit H_2O_2	ohne H_2O_2	mit H_2O_2			
Dimethyl-p-phenylendiamin	+	0	+++	0	+++	+	+++	+++
Benzidin	+	0	+++	0	+++	+	+++	+++
Catechol	+	(+)	++	0–(+)	++	+	+++	++
Hydrochinon	+	0	++	0	++	+	+	+
Resorcin	+	0	+	0	(+)	0–+	+	+
Pyrogallol	+	+	++	+	++	+	++	++
Gallussäure	+	(+)	++	(+)	+	+	+++	+++
Tannin	–	(+)	+	(+)	+	–	++	+
o-Kresol	+	0	++	0	+	+	++	++
p-Kresol	+	0	++	0	+	+	++	+
m-Kresol	+	0	+	0	(+)	+	+	(+)
Phenol	+	0	++	0	+	0–+?	0	0–+
Tyrosin	+	0	0	0	0	0	0	0
Ascorbinsäure	0	0	0	0	0	0–+?	0	0
Ferrocytochrom-c	+	–	–	–	–	+	–	–

diamin 0,1%ig, Benzidin 1%ig in Acetatpuffer. Die Reaktionszeit betrug etwa 3 Std bei 18° C.

Wie die Tabelle zeigt, besteht fast völlige Übereinstimmung hinsichtlich der Substratspezifität der Pilzperoxydasen mit der Meerrettich-Peroxydase. Eine Ausnahme bildet nur das Tyrosin, das von der unreinen Pilzperoxydase nicht angegriffen wurde, selbst nicht bei einer Verlängerung der Reaktionszeit bis zu 24 Std. Ascorbinsäure wird nur nach Zugabe eines Überträgers rasch oxydiert, sonst von der Pilzperoxydase nicht stärker umgesetzt als durch Hydroperoxyd allein.

Ohne Hydroperoxyd tritt bei den meisten Substraten keine Reaktion ein. Anders verhalten sich nur die o-Phenol-Derivate, die auch ohne Peroxydzusatz in geringem Maße oxydiert werden. Dies kann durch die Anwesenheit geringer Peroxydmengen oder durch das Vorhandensein von Oxydasen bedingt sein. Für beide Möglichkeiten gibt es gewisse Anhaltspunkte.

Vergleicht man die Wirkung der Pilzperoxydasen mit der der Laccasen, so ergibt sich weitgehende Übereinstimmung. Während aber die Peroxydase Phenol leicht oxydiert, haben die Kulturflüssigkeiten von *Fomes annosus* und *Trametes confragosa* meist keine Wirkung auf Phenol. In einigen Fällen oxydierte die Kulturflüssigkeit von *Tr. confragosa* jedoch auch Phenol, was wahrscheinlich durch die Beimengung anderer

Oxydasen erklärt werden kann. Da BERTRAND 1945 (zit. n. DAWSON u. TARPLEY) der Laccase im Gegensatz zu anderen Autoren auch die Fähigkeit zur Phenoloxydation zuschreibt, bedarf diese Frage noch einer Klärung.

Tyrosinase scheint in den Kulturflüssigkeiten nicht in nennenswerter Menge vorhanden zu sein, da Tyrosin nicht angegriffen und p-Kresol nicht braun gefärbt wurde, sondern eine milchige Trübung gab, wie es bei Einwirkung von Laccase und Peroxydase auf dieses Substrat üblich ist (CHODAT, GRAUBARD u. a.).

Eine Ascorbinsäure-Oxydase war in keiner der genauer untersuchten Kulturflüssigkeiten nachweisbar. Ascorbinsäure wird auch von Laccase nur mit Hilfe eines Überträgers angegriffen.

Von weiteren Eigenschaften der Peroxydase wurde die Hemmung durch Kohlenmonoxyd untersucht. Im Thunberg-Versuch konnte keine Hemmung durch CO festgestellt werden. 10^{-4} mol NaCN hemmen die Peroxydase dagegen vollkommen. Gegen niedere p_H-Werte ist die Peroxydase von *Ph. igniarius* auffallend resistent. Bei einem p_H von 3,2 trat innerhalb von $1^1/_2$ Std keine Verminderung der Aktivität ein. Gegenüber steigenden Konzentrationen von Hydroperoxyd verhalten sich die peroxydasehaltigen Kulturfiltrate ebenso, wie es WILLSTÄTTER u. WEBER, MANN, ZIRM, REUTER u. WILLSTAEDT für die Meerrettich-Peroxydase beschrieben haben.

Bei einigen Arten wurde die Temperatur-Inaktivierung von Peroxydase und Laccase gemessen. Die fermenthaltigen Filtrate wurden 5 min verschiedenen Temperaturen ausgesetzt, die mit einem Ultrathermostaten nach WOBSTER konstant gehalten wurden, und danach wurde die Aktivität gegenüber Catechol photometrisch bestimmt. Dabei zeigte es sich, daß sich die Fermente der einzelnen Arten hinsichtlich ihrer Temperaturbeständigkeit oft beträchtlich unterscheiden können. Peroxydase und Laccase verhielten sich nicht wesentlich verschieden. Die Art des Fermentes scheint demnach nicht ausschlaggebend für die Temperaturresistenz zu sein. Beide Fermente sind gegen höhere Temperaturen ziemlich stabil und werden bei den meisten der untersuchten Arten zwischen 60° und 67° zur Hälfte inaktiviert. Als wesentlich beständiger erwies sich nur die Laccase von *Tr. confragosa*, deren Aktivität erst bei 73° zur Hälfte zerstört wurde. Die Laccase von *Fomes annosus* hatte die Hälfte ihrer Wirksamkeit bereits bei 62° verloren. Ob diese Resistenzunterschiede der Fermente mit einer allgemeinen Temperaturresistenz der betreffenden Art parallel gehen, muß erst noch untersucht werden.

Selbstverständlich ist es noch zu früh, ein endgültiges Urteil über die Bedeutung der Peroxydase für die Pilze, die sie produzieren, abgeben zu wollen. Für fast alle Arten, die als Peroxydase-Bildner erkannt

wurden, ist es entweder nach der Art der Zersetzungserscheinungen oder zum Teil auch chemisch erwiesen (CAMPBELL 1931, 1932), daß sie Lignin abbauen können. Nach unseren bisherigen Kenntnissen erfolgt der Angriff auf das Lignin durch Mikroorganismen auf oxydativem Wege. Da bei den meisten der vorher aufgeführten Arten Peroxydase als einziges oxydierendes Ferment gefunden wurde, das in nennenswerter Menge in die Kulturflüssigkeit ausgeschieden wird, liegt der Schluß sehr nahe, daß dieses Ferment ebenso wie die Laccase für den Ligninabbau eingesetzt werden kann. Dafür würde auch die fast gleiche Substratspezifität der beiden Fermente sowie ihr Auftreten als Ekto-Enzym sprechen. Jedoch möchte ich betonen, daß der experimentelle Beweis für diese Hypothese sowohl für Laccase als auch für Peroxydase noch aussteht. HIGUCHI 1953 konnte keine Oxydation von Lignin-Präparaten durch Laccase und Kartoffeltyrosinase nachweisen. Wir sind um die Lösung dieses Problems bemüht, werden aber auch noch andere Möglichkeiten prüfen.

Auffällig ist, daß es sich bei den Peroxydase-Bildnern fast ausschließlich um Kernholzspezialisten handelt, die bevorzugt an Kiefer und Eiche auftreten. Die Splintholzzerstörer zeichnen sich vorwiegend durch Laccase-Bildung aus, sofern sie nicht reine Cellulosezehrer sind. Andere Kernholzzerstörer, die nur Cellulose abbauen, wie *Lentinus squamosus, Daedalea quercina, Grifola (Polyporus) sulfurea* u. a. bilden keine Oxydasen. Ob diesen Beziehungen eine ökologische Bedeutung zukommt, wird zur Zeit noch in unserem Institut geprüft.

Die Beteiligung der Peroxydase am Lignin-Abbau wäre eine sehr interessante Parallele zu den in den letzten Jahren bekannt gewordenen Ergebnissen über die Synthese des Lignins. Nach SIEGEL 1952, 1954, FREUDENBERG und Mitarbeitern 1952 sowie MANSKAJA u. BARDINSKAJA 1952 ist Peroxydase maßgeblich an der Lignin-Synthese beteiligt.

Literatur.

ABRAMS, R., A. M. ALTSCHUL and T. R. HOGNESS: Cytochrom-c-peroxidase. II. J. of biol. Chem. **142**, 303 (1942). — BAVENDAMM, W.: Neue Untersuchungen über die Lebensbedingungen holzzerstörender Pilze. II. Mitt. Gerbstoffversuche. Zbl. Bakter. II **76**, 172 (1928). — Über das Vorkommen und den Nachweis von Oxydasen bei holzzerstörenden Pilzen. Z. Pflanzenkrkh. **38**, 257 (1928). — CAMPBELL, G.: The chemistry of the white rots of wood. II. Biochemic. J. **25**, 2023 (1931). — The chemistry of the white rots of wood. III. Biochemic. J. **26**, 1829 (1932). — CHODAT, R.: Darstellung und Nachweis von Oxydasen und Katalasen pflanzlicher und tierischer Herkunft. Methoden ihrer Anwendung. In ABDERHALDEN 1936. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. IV, Teil 1, S. 319. — DAWSON, C., and W. TARPLEY: Copper oxidases. In J. SUMNER u. K. MYRBÄCK, The Enzymes, Bd. II, S. 454. 1951. — FAHRAEUS, G.: On the oxidation of phenolic compounds by woodrotting fungi. Ann. Roy. agric. Coll. Sweden **16**, 618 (1949). — Formation of lakkase by Polyporus versicolor in

different culture media. Physiol. Plantarum (Copenh.) **5**, 284 (1952). — FREUDENBERG, K., H. REZNIK, H. BOESENBERG u. D. RASENACK: Das an der Verholzung beteiligte Fermentsystem. Chem. Ber. **85**, 641 (1952). — GARREN, K.: Studies on *Polyporus abietinus* I. The enzyme-producing ability of the fungus. Phytopathology **28**, 839 (1938). — GRAUBARD, M.: A comparative study of some oxidases and peroxidase. Enzymologia **6**, 332 (1938). — HIGUCHI, T.: Biochem. study of wood-rotting fungi. Studies on the enzymes which cause Bavendamm's reaction. Ref. Biol. Abstr. **27**, 33047 (1953). — LAW, K.: Phenol oxidases in some wood-rotting fungi. Ann. of. Bot. **14**, 69 (1950). — LENHOFF, H., and N. KAPLAN: A cytochrome peroxydase from Pseudomonas fluorescens. Nature (Lond.) **172**, 730 (1953). Ref. Ber. wiss. Biol. **88**, 76. — LINDEBERG, G.: On the occurrence of polyphenol oxidases in soil-inhabiting Basidiomycetes. Physiol. Plantarum (Copenh.) **1**, 196 (1948a). — Some properties of the catecholases of litter-decomposing and parasitic Hymenomycetes. Physiol. Plantarum (Copenh.) **1**, 401 (1948b). — LINDEBERG, G., u. G. FAHRAEUS: Nature and formation of phenol oxidases in *Polyporus zonatus* and *P. versicolor*. Physiol. Plantarum (Copenh.) **5**, 277 (1952). — LINDEBERG, G., u. G. HOLM: Occurrence of tyrosinase and laccase in fruit bodies and mycelia of some Hymenomycetes. Physiol. Plantarum (Copenh.) **5**, 100 (1952). — MANN, PH.: The kinetics of peroxidase action. Biochemic. J. **25**, 918 (1931). — MANSKAJA, S., u. S. BARDINSKAJA: Das Lignin des Holzes [Russisch]. Biochimija **17**, 711 (1952). Ref. Ber. wiss. Biol. **83**, 299. — MYRBÄCK, K.: Enzymatische Katalyse. 1953. — SIEGEL, S. M.: On the biosynthesis of lignins. Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 134 (1953). — Studies on the biosynthesis of lignins. Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 41 (1954). — THEORELL, H.: The iron-containing enzymes B. Catalases and Peroxidases. „Hydroperoxidases". In J. SUMNER u. K. MYRBÄCK, The Enzymes, Bd. II, S. 397. New York 1951. — WILLSTÄTTER, R., u. H. WEBER: Über Hemmung der Peroxydase durch Hydroperoxyd. Liebigs Ann. **449**, 175 (1926). — YAKUSHIJI, E.: Untersuchungen über die Polyphenolasen. Acta phytochim. (Tokyo) **10**, 63 (1937). — ZIRM, K., F. REUTER u. H. WILLSTAEDT: Zur Kenntnis der peroxydatischen Wirkung Biochem. Z. **245**, 290 (1932).

Dr. HORST LYR, Institut für Forstbotanik der Humboldt-Universität Berlin, Eberswalde, Schicklerstr. 5.

Planta, Bd. 46, S. 414—446 (1955).

Aus dem Botanischen Garten München.

ÜBER LAUBBLATT-HOMOLOGIEN UND VERWANDTSCHAFTLICHE ZUSAMMENHÄNGE BEI SARRACENIALES.

Von

F. MARKGRAF.

Mit 13 Textabbildungen.

(Eingegangen am 26. Juli 1955.)

In ihrem Blattbau erscheinen die meisten Gattungen der Sarraceniales äußerlich so grundverschieden, daß man fast versucht ist zu sagen, es sei ihnen überhaupt nur die Fähigkeit zum Insektenfang gemeinsam. Man darf sich wundern, daß EICHLER auf Grund des Blütenbaues doch Übereinstimmungen herausgefunden hat, die die Droseraceen, Sarraceniaceen und Nepenthaceen näher zusammenhalten und auch die einzelnen Gattungen dieser Familien unter sich. Die nach Art der Crassulaceen 6zählig apokarpen *Cephalotaceen*, die WETTSTEIN noch mit Zweifel dazuzieht, werden schon seit R. BROWN mit Recht neben die Crassulaceen und Saxifragaceen gestellt (vgl. MACFARLANE 1911); die *Roridulaceen* und *Byblidaceen* mit etwas zygomorphen Blüten und Poren-Antheren sind sicher etwas anderes und werden von DIELS zu den Pittosporaceen und Ochnaceen in Beziehung gesetzt (1906, S. 51; 1930).

Wenn die Überzeugung von der Zusammengehörigkeit jener drei Familien richtig ist, dann sollte es aber auch möglich sein, ihre verschiedenen Laubblattformen voneinander abzuleiten. Das ist meines Wissens noch nicht versucht worden. Es würde nebenher für die Deutung der Teile dieser sonderbaren Blätter auch den Vorteil haben, daß man nicht mehr darauf angewiesen ist, ihren Formwert nur aus ihrer Jugendentwicklung oder aus dem Vergleich mit ähnlichen Bildungen an ganz anderen Stellen des Pflanzenreichs zu erschließen. Denn diese zwei Wege haben jeder eine Gefahr: Die Ontogenie liefert ja nicht *nur* ein getreues Abbild der undifferenzierten Grundgestalten, aus denen sich die fertige Gestalt spezialisiert hat, sondern sie kann — als *abgekürzte* Wiederholung der Phylogenie — auch wichtige Vorstufen auslassen und durch andere Bildungen verdrängen, die für die Sonderaufgabe des abgeleiteten Organs nötig sind. Und der Vergleich mit nichtverwandten Pflanzen kann irreführen, weil oft eine täuschende Ähnlichkeit, analog statt homolog, aus morphologisch ganz verschiedenen

Bildungen erwächst; oder er sagt nicht viel, weil er nur ganz allgemeine Baugesetze widerspiegelt (vgl. auch STERN, S. 225—226).

In der hier betrachteten Reihe ist die Gattung *Drosera* als die vegetativ vielgestaltigste noch am leichtesten als Anknüpfungspunkt denkbar. Viel schwieriger sind aber die scheinbar so großen Sprünge zwischen den Droseraceen und den anderen Familien zu überbrücken. Wir wollen zuerst eine Verbindung zwischen Droseraceen und Nepenthaceen untersuchen. Da zeigen das *Nepenthes*-Blatt und das geschlossene Blatt von *Dionaea* eine unerwartete Typenähnlichkeit. Dieser oberflächliche Eindruck vertieft und erhärtet sich bei genauerem Vergleichen.

Vergleich der Laubblätter.

Dionaea. Ein unentfaltetes Blatt einer erwachsenen *Dionaea* (Abb. 1 B) besteht aus dem flügelartig verbreiterten unteren Teil, der sich abwärts verschmälert, aber ganz am Grunde wieder in einen scheidig gespaltenen Teil erweitert. Dann folgt, mit einem stielartigen Gelenk ventral eingeknickt, das Klapp-Organ mit eingebogenen Seitenrändern und eingebogenen Zähnen, aber glatten Ober- und Unterrändern. Die Flächen liegen marginal fest aufeinander. In der gleichmäßigen Linie des Ober- und Unterrandes ist je ein Punkt etwas markiert, und zwischen diesen beiden Punkten verläuft bogig die Grenze der flachen Randpartien gegen die spätere „Fanggrube", die jetzt noch ein geschlossener Hohlraum ist. Den Rücken nimmt die starke Mittelrippe ein. Sie verlängert sich an *Jugendblättern* über das Klappen-Ende hinaus in ein kurzes, rundes Spitzchen. Dieses bleibt bald im Wachstum stehen, während die anderen Teile viel größer werden, ist also schließlich nicht mehr wahrnehmbar. Mit größter Deutlichkeit und Zuverlässigkeit ist es an *Sämlingen* zu finden (Abb. 1 A). Schon die länglich-lanzettlichen Keimblätter laufen in ein kurzes Spitzchen aus, das lange im Samen steckenbleibt. Die Laubblätter zeigen dann in einem Entwicklungszustand, der zum ersten Mal ihre Teile klar erkennen läßt (Abb. 1 F, *c*), eine Mittelrippe, an der zwei ventrale Hautsäume schon *unter* der Spitze enden — im Gegensatz zu den spitzenlosen Altersblättern. Ein schwacher Knick trennt in diesem Entwicklungszustand das spätere Klapporgan von dem flügelartigen Teil, in welchem die Mittelrippe basalwärts rasch dicker wird. Auch in diesem Teil wird sie von entsprechenden Hautsäumen begleitet, die sich aber durch einen Einschnitt gegen die des Klapporgans absetzen. In der weiteren Entwicklung wird die freie Spitze noch deutlicher, indem sie sich ventralwärts überbiegt. Auch der Knick zwischen Klapporgan und Flügelteil wird deutlicher. Die oberen Hautsäume werden rasch breiter, während die unteren noch schmal bleiben und die Grenze zwischen ihnen sich verschärft. Weiterhin nimmt der Knick zu bis zur Spitzwinkligkeit, und die freie Spitze

streckt sich wieder. Danach wächst allmählich das obere Hautsaumpaar zum Klapporgan aus, das untere zum Flügel. Schließlich streckt sich der Knick und wird als freier Stielteil erkennbar — an Keimpflanzen ist er länger als an erwachsenen —, während die freie Spitze im Verhältnis zum erwachsenen Blatt nur eine geringe Größe behält.

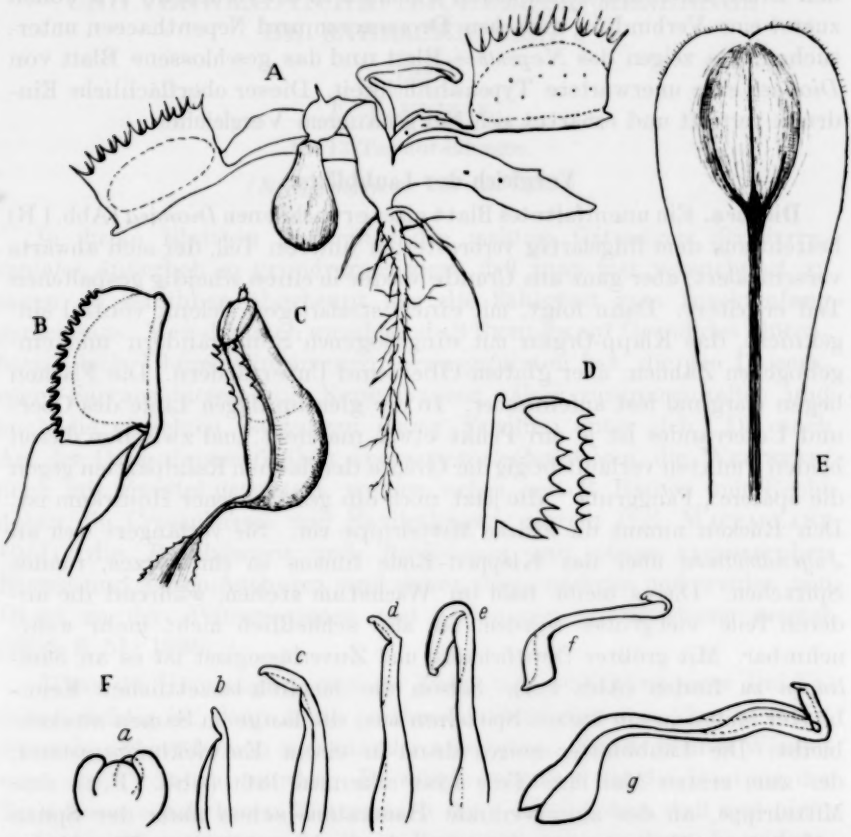

Abb. 1 A—F. A *Dionaea muscipula*, Sämling, 10fach vergr.; B unentfaltetes Altersblatt (Spreite 3 mm lang); C *Nepenthes phyllamphora*, unentfaltetes Altersblatt, Flügelteil heruntergebogen (Kanne 4 cm lang); D *Dionaea muscipula*, Spreite eines Sämlingsblattes (2 mm lang); E *Nepenthes-Bastard*, zweites Blatt eines Achselsprosses (3 cm lang); F *Dionaea muscipula*, aufeinanderfolgende Jugendblätter der Sproßspitze eines Sämlings; *a* Vegetationspunkt, stark vergr., *b* Blatt von 1,5 mm, *c* von 2 mm, *d* von 2,5 mm, *e* von 5 mm, *f* von 7 mm, *g* von 15 mm Länge.

Es sind also wichtige Einzelheiten vorhanden, die am erwachsenen Blatt nicht mehr auffallen und bisher übersehen wurden. *Diese kehren nun am Nepenthes-Blatt wieder:*

1. Die freie Spitze. Sie entspricht der freien Spitze, die das obere Ende des Blattes bei den meisten *Nepenthes*-Arten krönt. Ihr gesetz-

mäßiges Auftreten an den Jugendblättern von *Dionaea* hat also verwandtschaftlich tiefere Bedeutung.

2. Die geschlossene Hohlfläche mit ihren Wimpersäumen. Sie entspricht der Kanne von *Nepenthes* (Abb. 1C). Zunächst ihre Stellung zu dem Flügelteil: diese ist dieselbe wie bei dem Jugendblatt von *Nepenthes*; mit einem zeitlich zunehmend schärferen Knick an ihrem Grunde wendet die junge Kanne ihre Ventralseite dem basalen Flügelteil zu (Abb. 4a); dieselbe Stellung nimmt die Kanne des Altersblattes in der unteren Region der Pflanze bei allen Arten ein („ascidium radicale" nach KORTHALS). Dann die Wimpersäume: bei *Dionaea* laufen zwei flache Ränder vor der Entfaltung ventral längs nebeneinander; wenn sich ein schon entfaltetes Blatt wieder schließt, spreizen ihre Kanten etwas auseinander. Ebenso verlaufen die Wimpersäume von *Nepenthes*, nur sind sie *bleibend* auseinandergespreizt. Ihre Wimpern entsprechen den Zähnen von *Dionaea*; die *glatten* Ober- und Unterränder finden sich bei *Nepenthes* ebenfalls (Abb. 1A, C; TROLL 1939, Abb. 1617, S. 1880); denn wimperlose Säume setzen sich von den gewimperten aus unter der Kanne herum bis in den Stielteil fort, und auch oben auf der Kanne laufen sie wimperlos bis an die Spitze; sie sind sogar durch den Deckel hindurch vor Entfaltung des Blattes als zwei Längsrippen erkennbar, auf die sich der Deckel aufschmiegt. Diese Kontinuität betont auch STERN. Die Homologisierung mit Unter-, Ventral- und Oberrand des Klapporgans von *Dionaea* macht also verständlich, weshalb bei *Nepenthes* ein mittlerer Teil der Säume gewimpert ist, ein oberer und unterer nicht.

Eine unerwartete Bestätigung dieser Deutungen lieferte mir ein unvollkommenes *Nepenthes*-Blatt, das zweite an dem Achselsproß eines geköpften Haupttriebes (Abb. 1E): es zeigte eine Grube in einem flachen Blatt und an den Rändern zwei Wimpersäume, die oben und unten vorzeitig endeten — nahezu ein *Dionaea*-Blatt an einer *Nepenthes*-Pflanze.

3. Der Knick zwischen Klapporgan und Flügelteil. Er ist bei *Dionaea* an jedem Blatt auffällig und nimmt das empfindliche Klapporgan hinter sich in Schutz, wo es außerdem von den heranwachsenden Flanken des Flügelteils beiderseits umgeben wird; später wird der Knick gestreckt, bleibt aber mehr oder weniger ein kurzer Stielteil. Bei *Nepenthes* deutet er sich an den Jugendblättern als seitliche Einschnürung zwischen Flügelteil und Kännchen an (Abb. 4C) und wird sehr bald deutlicher, indem sich an dieser Stelle die Kännchen in ventraler Richtung senkrecht gegen den waagerechten Flügelteil aufrichten (vgl. STERN, Fig. 9); noch deutlicher sind an zweijährigen Sämlingen die Kannen mit ganz kurzem Stielteil ebenso gegen den Flügelteil geknickt (Abb. 4a). Am Altersblatt wird diese Stelle bei manchen Arten während der Entfaltung oberhalb des Flügelteils gleichfalls als richtiger Knick erkennbar

(*N. gracilis*, *N. sanguinea*, Abb. 4b); bei allen aber vollzieht sie später, stark verlängert, eine wichtige Bewegung, die die Kanne in dieselbe Stellung bringt wie das unentfaltete Klapporgan von *Dionaea*. Infolge seiner Länge ist dieser Stielteil bei *N. hookeriana* und einigen anderen Arten imstande, in der oberen Region der Pflanze die Biegung „falsch" zu machen (d. h. dorsipetal) und hinterher durch Drehung einigermaßen zu „berichtigen" (ascidium caulinum nach KORTHALS; die eben erwähnte

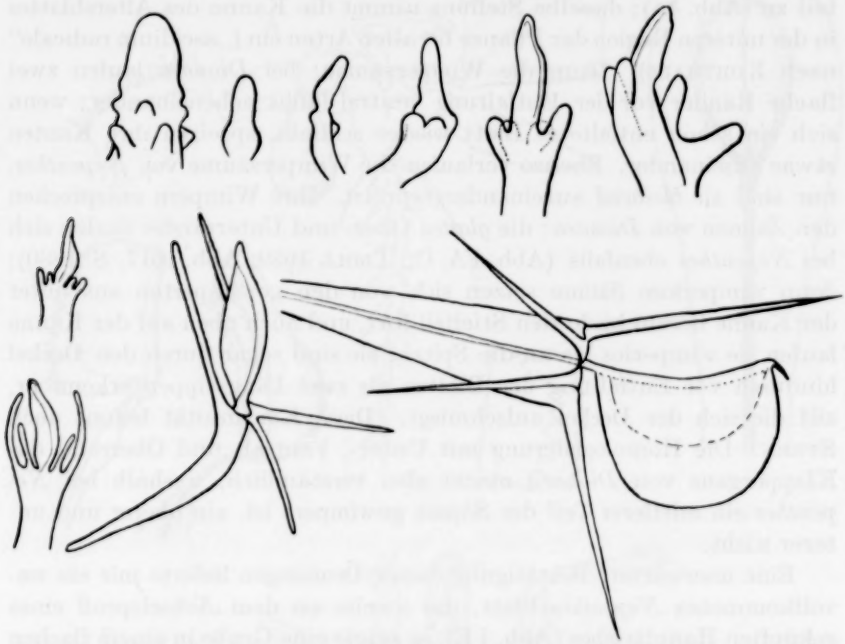

Abb. 2. *Aldrovanda vesiculosa*, aufeinanderfolgende Altersblätter einer Sproßspitze; obere Reihe: Vegetationspunkt und erstes bis fünftes Blatt, 100fach vergr.; untere Reihe: sechstes Blatt ($^1/_2$ mm lang), siebentes ($^3/_4$ mm), achtes (1 mm), erwachsenes Blatt (9 mm lang).

Stellung entdeckt von VEITCH); dabei erleiden die nunmehr auswärts gekehrten Wimpersäume oft eine Minderung: sie bleiben niedrig und fast oder ganz wimperlos.

4. Der untere Blatt-Teil oberhalb des scheidigen Abschnittes ist bei *Dionaea* ebenso flächenhaft geflügelt wie bei *Nepenthes*. Jedoch treten bei *Dionaea* gelegentlich Blätter auf, besonders im Winter, deren Flügelrand ganz schmal bleibt, wie bei vielen *Drosera*-Arten.

5. Auch daß überhaupt Jugend- und Altersblätter verschieden sind, ist diesen beiden Gattungen, ja sogar fast allen Sarraceniales, gemeinsam.

Das sind viele überraschende Beziehungen zwischen den beiden Blattgestalten, und zwar solche, die nicht durch ihre physiologische Funktion hervorgerufen sein können.

Sonach darf als gesichert gelten, daß einige echte Homologien zwischen dem Laubblatt von *Dionaea* und dem von *Nepenthes* bestehen. Suchen wir nun nach primitiveren Typen, die uns gestatten, den Bau dieser Phyllome, von denen *Dionaea* sicher das weniger abgeleitete besitzt, morphologisch zu deuten und verwandtschaftlich anzuschließen.

Aldrovanda. Da stoßen wir zunächst auf *Aldrovanda* (Abb. 2). Deren Blatt hat denselben Bautyp wie *Dionaea*, mit deutlichem Stielchen zwischen Klapporgan und Flügelteil. Die Endspitze ist hier auch am Altersblatt noch deutlich und ist ventral übergebogen, der Fang-Hohlraum ist dorsal konkav, schärfer gegen die flachen Ränder abgesetzt, die Seitenrandzähne bleiben eingebogen und kurz; der Flügelteil ist schmaler und trägt am Vorderende 4—6 (an unserer Pflanze 2 lange äußere und 2 kürzere innere) Borsten (vgl. CASPARY). Eine Scheide ist nur schwach angedeutet. Vor der Entfaltung sind die Teile ventral etwas gegeneinander geknickt (bei 1 mm Blattlänge). Die Borsten entstehen erst, nachdem eine Einschnürung die Anlage des Klapporgans von der des (zu dieser Zeit breiteren) Flügelteils abgegliedert hat. Die Hochblätter der Blütenregion bestehen nach CASPARY nur aus dem Flügelteil mit einem Spitzchen als Rudiment des Klapporgans. Das Jugendblatt ist linealisch und gegabelt, am Grunde etwas scheidig (KORZCHINSKY, Taf. 2, Fig. 7, wiederholt bei DIELS 1906, Fig. 1 E). Diese Befunde bestätigen die Beobachtungen an *Dionaea*, können uns aber nicht zu anderen Typen weiterweisen.

Drosera. Dagegen finden wir bei *Drosera*, die ja im Blütenbau *Dionaea* ähnelt, verständliche Vorstufen in großer Zahl. Wenige Beispiele mögen genügen. Da ist etwa *Dr. paleacea* und andere Arten der Sektion *Lamprolepis* oder noch schöner *Dr. petiolaris:* ein schmal oder breit geflügelter unterer Teil trägt über einer kurzen Zusammenziehung eine kreisrunde Fläche, die zu einer Fanggrube vertieft ist (Abb. 3 A). Bei *Dr. banksii* wird eine ähnliche Fläche von einem ungeflügelten Stielteil getragen, bei *Dr. rotundifolia* u. a. ist sie kaum vertieft. *Dr. erythrorrhiza* und *macrophylla* treten uns mit Rosetten von spatelförmigen, flachen, kurzdrüsig behaarten Blättern entgegen. Längliche Blätter an aufrechtem Stamm hat z. B. die großblütige *Dr. cistiflora*, riemenförmige an aufrechtem Stamm *Dr. indica*. Sie bilden damit eine Überleitung zu dem halbstrauchigen *Drosophyllum*.

Bei den schmalblättrigen Arten, auch bei *Dr. adelae* mit lanzettlichem Laub, ist die obere Blattfläche in der Knospe von der Spitze her eingerollt, bei den breitblättrigen Arten kaum, dann aber gegen den unteren Teil eingeknickt und von den Seiten her eingefaltet mit etwas eingerollten Seitenrändern (Sektion *Psychrophila*, Sektion *Ros-solis*, z. B. *Dr. rotundifolia*). Bei manchen Arten wird sie schildförmig, zugleich etwas grubig vertieft *(Dr. subhirtella)*, und dann kommt es vor,

daß ihr Vorderrand beiderseits der Mitte paarig vorwächst (*Dr. auriculata* an den Stengelblättern[1], ferner *Dr. glanduligera*, *Dr. peltata* und ganz extrem *Dr. binata*; vgl. Diels 1906, Fig. 6E, 6A, 34, Goebel 1891, Taf. 17, Fig. 7, und hier Abb. 3B). Der unterste Teil des Blattgrundes ist bei manchen Arten scheidig erweitert, manchmal sogar mit Schwund des ganzen übrigen Blattes, so besonders an den Jugendblättern mehrerer Arten. Oft ist er durch vielspaltige intrapetiolare Stipularzipfel gegliedert.

Morphologische Wertung der Blattabschnitte.

Das alles sind genügend reiche Gestaltungen; es dürfte demnach jetzt ein Versuch angebracht sein, die bisher besprochenen Blattgestalten auf ihre *Gliederung in die Grundteile des Blattes*, Grund, Stiel und Spreite, zu prüfen. Die allgemeine Normalentwicklung ist: anfangs nur Unter- und Oberblatt, später, wenn überhaupt, der Blattstiel aus dem Oberblatt.

Bei *Dionaea* (Abb. 1F) unterscheidet man an dem jüngsten erkennbar gegliederten Blatt (von $1^1/_2$ mm Länge) ein breites Unterblatt in Scheidenform, das sich mit einem Knick gegen die viel kleinere Spreitenanlage absetzt. Wenn (bei 2 mm Länge) zum erstenmal die freie Spitze, die flächigen Teile des „Klapporgans" und des „Flügelteils" deutlich erkennbar werden, liegt der Knick — wie auch später — an derselben Stelle unter der Spreite und beweist damit, daß auch der Flügelteil noch zum Unterblatt gehört. Erst wenn die stärkste Einbiegung der Spreite schon aufzuhören beginnt (bei 15 mm Länge), wird oberhalb des Flügelteils, also nicht mehr aus dem Unterblatt, sondern aus der Spreite, das kurze Stielchen ausgegliedert, das das Klapporgan von dem Flügelteil trennt (besonders lang an Jugendblättern). Hieraus kann man erstens für *Dionaea* folgern, daß sie ein mehrteiliges Unterblatt besitzt (Scheide und Flügelteil), eine mehrteilige Spreite (Hohlfläche und freie Spitze) und nur einen unbedeutenden echten Blattstiel. Man kann aber nun auch alle verwandten Gattungen auf ihre Homologien prüfen.

Nehmen wir zuerst eine deutlich „gestielte" *Drosera* (Abb. 3C), z. B. *Dr. rotundifolia* oder *capensis*, dann finden wir schon sehr früh (bei kaum $^1/_2$ mm Länge) dieselbe Gliederung in Unter- und Oberblatt durch denselben Knick. Bald (schon bei 1 mm Länge) wächst intrapetiolar ein häutiges, langes Nebenblatt aus dem Unterblatt heran. Indem dann der ganze grüne Teil dies Nebenblatt übergipfelt, streckt er sich, immer noch mit dem Knick an derselben Stelle, bis die seitlichen Spreitenteile erkennbar werden; aber kein echter Blattstiel gliedert sich von der Spreite ab, sondern das Unterblatt, durch die unverändert

[1] Die Grundblätter dieser Art gleichen denen von *Dr. rotundifolia*; sie sind langlebige Jugendblätter, wie bei *Dr. peltata* nach Diels 1906, S. 19.

bleibende Knickstelle deutlich markiert, streckt sich stielähnlich, bleibt dabei aber von zwei deutlichen Kanten flankiert. Bei anderen Arten (z. B. *Dr. macrophylla, erythrorrhiza*) wird es breit geflügelt, jedoch kennzeichnet noch immer eine leichte Einschnürung der Seiten seine Abgrenzung gegen die Spreite; anscheinend auch in der Knospe noch der Knick zwischen einem Unterblatt und einem kurzen Oberblatt (den Abbildungen nach, s. DIELS 1906, Fig. 2, Fig. 39 F). Wie bei *Dionaea* ist also bei den *Drosera*-Arten mit „gegliedertem" Blatt das Unterblatt zweiteilig: Blattgrund (mit Nebenblattbildung) und „Flügelteil", der aber hier oft stielähnlich schmal ist wie manchmal auch bei *Dionaea* (hier besonders an Winterblättern). Diese Deutung findet sich schon bei NITSCHKE, jedoch mit unzutreffender Begründung, indem das gefranste Nebenblatt mit den Borsten am oberen Ende des *Aldrovanda*-Blattes homologisiert wird. TROLL neigt dazu, den ganzen unteren Teil als Stiel zu deuten, entscheidet jedoch die Frage nicht (1939, S. 1201). — Bei den *Drosera*-Arten mit ungegliedertem Blatt — und langfristigem Scheitelwachstum — ist keine klare Trennung von Unter- und Oberblatt möglich, jedoch verbreitert sich bei diesen der vordere Blatt-Teil von einer etwas abgesetzten Zone an. Einrollung von der Spitze her findet sich nicht nur bei diesen, sondern bei allen schmalblättrigen Arten, auch wenn sie außerdem den Knick zwischen Unter- und Oberblatt besitzen, in geringer Andeutung sogar bei *Dr. rotundifolia* in der Knospe (bei 1 mm Blattlänge).

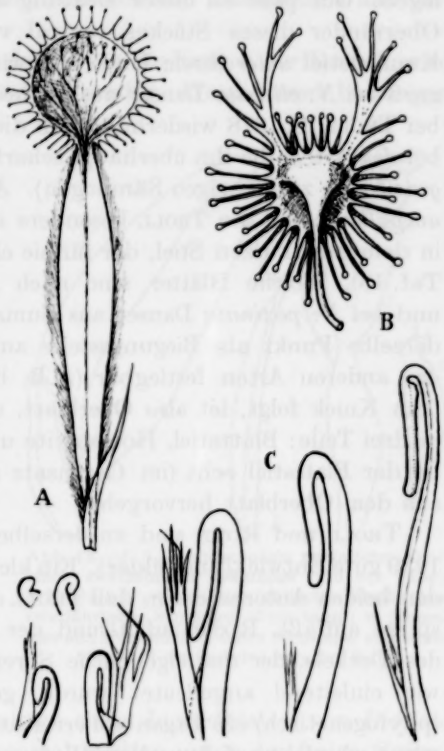

Abb. 3 A—C. A *Drosera petiolaris*, Altersblatt (nach DIELS); B *Drosera auriculata*, Altersblatt von der Rückseite (nach DIELS); C *Drosera capensis*, aufeinanderfolgende Altersblätter einer Sproßspitze; erstes und zweites Blatt stark vergr., drittes Blatt 1 mm lang, viertes $1^1/_2$ mm, fünftes 5 mm, sechstes 13 mm, siebentes 17 mm lang.

Nepenthes. *Nepenthes* (Abb. 4) zeigt grundsätzlich dieselben Homologien, nur ist die Untergliederung noch weiter getrieben. Ein sich

entfaltendes Altersblatt (von *N. rafflesiana* z. B.) besitzt ein Unterblatt aus drei Teilen: einer kurzen Scheide, einem verengten Abschnitt mit aufrechten, aber recht hohen Flügeln und einem flächig verbreiterten Stück, zu dem sich diese Flügel in waagerechte Haltung auseinanderlegen. Gut paßt zu dieser Deutung als Unterblatt, daß bisweilen die Oberränder dieses Stückes ventral verwachsen (TROLL), so daß der Kannenstiel *unter* ihrem Ende entspringt (*N. sanguinea* und besonders groß bei *N. clipeata* Danser aus Borneo, Abbildung bei DANSER, S. 280, bei TROLL, S. 1878 wiederholt). An dieser Stelle erfolgt auch der Knick bei *den* Arten, die ihn überhaupt scharf lokalisieren (*N. alata*, *sanguinea*, *gracilis* an zweijährigen Sämlingen). Auch die Kurztriebblätter von *N. ampullaria*, auf die TROLL besonders aufmerksam macht, besitzen ihn in dem ganz kurzen Stiel, der für sie charakteristisch ist (GOEBEL 1891, Taf. 18). Solche Blätter sind nach DANSER auch bei *N. hookeriana* und bei *N. pectinata* Danser aus Sumatra zu finden. Einigermaßen ist derselbe Punkt als Biegungsstelle auch am unentfalteten Altersblatt der anderen Arten festlegbar (z. B. bei *N. rafflesiana*). — Was über dem Knick folgt, ist also Oberblatt, und dieses gliedert sich ebenfalls in drei Teile: Blattstiel, Hohlspreite und freie Spitze mit Deckel. Hier ist der Blattstiel echt (im Gegensatz zu *Drosera*), weil er nachträglich aus dem Oberblatt hervorgeht.

TROLL und ROTH sind zu derselben Erklärung gelangt (bei TROLL 1939 gute Entwicklungsbilder). Ein kleiner Unterschied besteht zwischen den beiden Autoren darin, daß TROLL die Spitze wie wir als echte Blattspitze auffaßt, ROTH auf Grund der Histogenie als Rückenauswuchs des Deckels, der das eigentliche Spreitenende darstelle. Hierzu kann, wie einleitend angedeutet wurde, gesagt werden: nachdem einmal (phylogenetisch) ein Organbau erreicht worden ist, braucht er sich ontogenetisch nicht auf demselben Wege zu wiederholen. Die dorsale Spitze aber schließt bei fast allen Sarraceniales das Blatt ab. — Die Wimpersäume werden von beiden Autoren als Blattrand-Bildungen angesprochen, was mit der hier gegebenen Ableitung übereinstimmt. Eine Schwierigkeit wird nur darin erblickt, daß sich am Jugendblatt ihre oberen Enden ventral vereinigen, so daß die Kanne — scheinbar — „dorsal an der Blattfläche sitzt". Dies geht, soviel ich sehe, hauptsächlich auf Abbildungen bei MACFARLANE zurück (1908, S. 4, wiederholt bei TROLL 1939, S. 1893). Ich selbst habe an Keimlingen, die mir freundlicherweise von den Botanischen Anstalten der Universität Göttingen gesandt wurden[1], nur paarig-offene Wimpersäume gesehen (Abb. 4c). Auch GOEBEL kennt sie nur so (1891, S. 99, Fig. 23), und STERN hat ihre Vereinigung nur in einzelnen Fällen beobachtet, und zwar als nachträgliche Bildung, die zunächst nur mit überzähligen

[1] Hierfür darf ich die Direktion meines besten Dankes versichern.

Tentakeln begann. Ich sehe also kein Hindernis dafür, sie auch weiterhin für Blattränder zu halten, die sich gelegentlich vor der unifazialen Kanne vereinigen mögen, wie es die Ränder des Flügelteils vor dem Stiel gelegentlich ebenfalls tun. Daß sie bei den allerersten Kännchen nicht ganz bis zur Öffnung hinauflaufen, läßt sich von *Darlingtonia* aus verstehen (s. unten).

Die eigenartigste Bildung an der *Nepenthes*-Kanne, der Deckel, wird von *Sarracenia* aus besser verständlich werden. Wenn unsere bisherigen Homologisierungen richtig sind, kann er nur ein verlängertes, oberes Spreitenende sein. Zu demselben Ergebnis sind auf ontogenetischem Wege auch Stern, Kühl, Troll und Roth gelangt. Und damit stimmt überein, daß er bei vielen Arten mit vorwüchsigen Seitenteilen versehen ist wie die Spreiten von *Dionaea*, *Drosera auriculata* und den meisten der noch zu erwähnenden Gattungen. Dieses obere Spreitenende biegt sich aber bei *Nepenthes* stark ventral über und befreit sich dadurch etwas von der Mittelspitze, die am Rücken stehenbleibt. Es ist vielleicht kein Zufall, daß ich an Mikrotomschnitten eines Jugendblattes von *Dionaea* an der entsprechenden Stelle, ventral median unter der freien Spitze, einen abwärts gewandten Höcker beobachtete; er könnte die Tendenz dieser Richtung unter der Blattspitze verraten, die sich bei den anderen Gattungen so oft findet. Auch sieht man manchmal an Jugendblättern von *Dionaea* die Oberränder vor der Spitze ein Stückchen weit kappenartig verwachsen (Abb. 1 D); das macht natürlich das Klapporgan unbeweglich, ähnelt es aber einen Schritt mehr der *Nepenthes*-Kanne an, besonders der des Jugendblattes. Der Deckel liegt vor der Entfaltung dem Kannenrand auf, und zwar legt er sich mit zwei aufwärts gewölbten Längsfalten auf die aufrecht stehenden Kanten der Kanne, die den Oberrändern des Klapporgans von *Dionaea* entsprechen. (Gute Entwicklungsbilder bei Heide, Stern, Troll 1939.) Bei *Nepenthes rafflesiana*, *mixta* und *superba* konnte ich seine Loslösung verfolgen: nur sein mittlerer Teil (zwischen den beiden Längsfalten) liegt waagerecht; seine breiten Ränder außerhalb der Längsfalten sind senkrecht herabgebogen

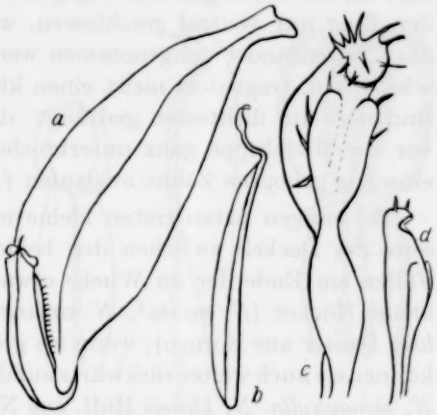

Abb. 4 a—d. a *Nepenthes alata*, entfaltetes Blatt eines zweijährigen Sämlings (10 cm lang); b *Nepenthes gracilis*, unentfaltetes Blatt eines zweijährigen Sämlings (6 cm lang); c *Nepenthes* sp., Jugendblatt eines Sämlings, von vorn, vergr.; d ein anderes von der Seite.

und lösen sich von einem ebenfalls senkrechten, inneren Doppelsaum los, der seinerseits bis an die Längsfalten hinaufreicht. Dieser innere Saum biegt sich später waagerecht nach außen um und wird zu dem bekannten „Ring" der Kanne (Stern, Heide). Bei *N. albomarginata* bleibt der gerippte Ring aufrecht stehen, entwickelt aber an seiner Außenseite einen Wulst aus dichten, verzweigten Haaren. Hier unterbleibt also die Niederdrückung des Ringes und damit der stumpfe Abschluß der Wimpersäume unter ihm; diese laufen vielmehr in zwei Spitzen aus, die ihn überragen und bogig auswärts spreizen. Bei allen Arten ist der Ring nur ventral geschlossen, wo ja auch die Verwachsungsnaht der „Seitenränder" angenommen werden muß; er ist dort zugleich am schmalsten, trägt dort meist einen kleinen Vorsprung und seine Riefen sind dort am dichtesten gedrängt; dorsal bleibt er durch einen Spalt vor der Mittelrippe ganz unterbrochen, kann sogar in zwei getrennte, einwärts gebogene Zähne auslaufen *(N. bicalcarata)*.

Bei einigen Arten treten kleine mediane Auswüchse an der Innenseite des Deckels zwischen den beiden Falten auf, in den einfachsten Fällen am Ende der im Wuchs etwas zurückbleibenden Mittellinie als kleine Höcker (*N. mixta*[1], *N. carunculata* Danser aus Sumatra, *N. pilosa* Danser aus Borneo); wenn sie größer, hornförmig ausgebildet sind, können sie auch weiter rückwärts auf der Mittellinie stehen (*N. sanguinea*, *N. stenophylla*, *N. klossii* Ridl. aus Neuguinea).

Diese Bildungen hängen offenbar mit dem Schicksal der Mittelfläche des Deckels zusammen; in der jungen Kanne ist nämlich der Vorderrand des Ringes nach innen gebogen und der Mittelteil des Deckels eingefaltet, wobei dessen ventrales Ende sich sackartig unter diesen Ringteil klemmt und dadurch die Kanne bis zur Entfaltung geschlossen hält. Später glättet sich bei den meisten Arten dieser Sack aus; bei den eben genannten aber ist er von vornherein stärker ausgebildet und bleibt dann auch erhalten. Für unsere Homologisierungen hat dies Organ also keine Bedeutung.

Erwähnt werden muß jedoch wohl noch, daß der Knick zwischen Ober- und Unterblatt, der bei unseren bisherigen Ableitungen von einiger Wichtigkeit war, bei *Nepenthes* erst im Laufe der Entfaltung erkennbar wird, während die junge Anlage des Blattes gerade aufrecht steht. Dasselbe ist aber der Fall bei *Aldrovanda*, an deren Homologie mit *Dionaea* trotzdem kein Zweifel besteht. Es gilt auch ebenso für *Sarracenia*. Daher wird es nützlich sein, nun auch die Sarraceniaceen mit *Nepenthes* zu vergleichen.

Heliamphora. Als Ausgangspunkt scheint mir die venezolanische Gattung *Heliamphora* geeignet. Das erwachsene Altersblatt von

[1] Bei diesem Bastard wahrscheinlich von *N. maxima* herrührend.

H. nutans (vom Roraima) wird von einer winzigen Kappe gekrönt (Abb. 5a, b). Diese wird dorsal von der Mittelrippe durchlaufen, die in einem undeutlichen Spitzchen endet; zwei bogige Ränder springen ventral etwas über dies Spitzchen vor. Außerdem ist die Kappe in ventraler Richtung etwas gegen das übrige Blatt übergebogen und an ihrem unteren Rande etwas eingeschnürt. Der Hauptteil des Blattes ist eine Kanne, die sich oben in einen ringlosen Trichter erweitert (ähnlich Abb. 6). Dessen Öffnung ist schief (dorsal höher) und vorn

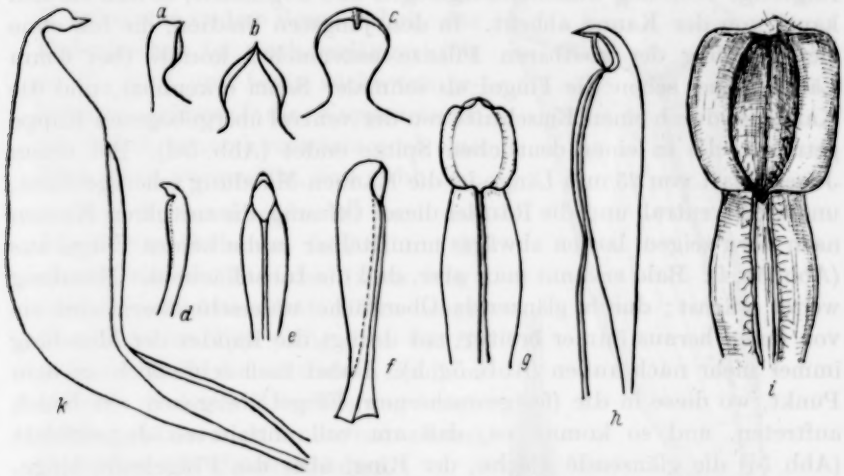

Abb. 5a—k. a *Heliamphora nutans*, Kappe von der Seite, b von vorn; c *Heliamphora tyleri*, Kappe von vorn; d *Heliamphora nutans*, unentfaltetes Jugendblatt (6 mm lang); e das nächste Blatt derselben Sproßspitze, von vorn (25 mm lang); f daselbe von der Seite; g ein späteres Stadium, noch nicht voll entfaltet; h ein ähnliches Stadium, von der Seite; i voll entfaltetes Jugendblatt; k unentfaltetes Altersblatt von der Seite.

oft tief ausgeschnitten. Die Kanne wird ventral von zwei schmalen Flügeln begleitet, die dicht nebeneinander liegen und die Trichterränder unmittelbar fortsetzen. Von einer scharf bezeichneten Stelle an springen die Flügel stärker vor, besonders deutlich am noch unentfalteten Blatt (Abb. 5k), und an dieser Stelle geht zugleich die senkrechte Kanne in den liegenden unteren Blatt-Teil über. Von derselben Stelle aus verengt sich auch der hohle Teil in demselben Maße, wie die Flügel abwärts an Fläche zunehmen. Ganz am Grunde erweitert sich allmählich der Zwischenraum zwischen den Flügeln zu einer Scheide, die das nächstjüngere Blatt umfaßt. Vor der Entfaltung ist die Endspitze noch deutlicher, die noch geschlossene, hohle Kappe mit einem ventralen Einschnitt übergebogen (Abb. 5k); das obere Kannenende, das später den Trichterrand liefert, ist ungeflügelt; dann folgen die zuerst schmalen, unten breiteren Flügel.

Das *Jugendblatt* (Abb. 5d—i) läßt die beiden unteren Abschnitte ebenfalls erkennen; seine Öffnung sieht aber etwas anders aus: ihre Ränder wölben sich wie beim Jugendblatt von *Nepenthes* und *Sarracenia* zu einer einfachen, ringähnlichen Bildung nach außen (Stern); die Wölbung endet ventral an den beiden Flügelsäumen, in die der Rand mit einem Knick übergeht, und zwischen diesen bildet sich ein viel kürzerer Ausschnitt als am Altersblatt. Die Kappe, die anfangs dieselbe Haltung hat wie am unentfalteten Altersblatt, wird durch die ringartige Wölbung auseinandergezogen und abgeflacht, so daß sie sich kaum von der Kanne abhebt. In den jüngsten Stadien, die ich ohne Beschädigung der kostbaren Pflanze untersuchen konnte (bei 6 mm Länge), sind schon die Flügel als schmaler Saum erkennbar, und die Kanne ist durch einen Einschnitt von der ventral übergebogenen Kappe getrennt, die in einer deutlichen Spitze endet (Abb. 5d). Bei einem Jugendblatt von 25 mm Länge ist die Kannen-Mündung schon geöffnet, und zwar ventral, und die Ränder dieser Öffnung, die mit ihren Kanten nach vorn zeigen, laufen abwärts unmittelbar in die beiden Flügel aus (Abb. 5e, f). Bald erkennt man aber, daß die Innenfläche der Mündung weiter wächst; durch glänzende Oberfläche unterscheidbar, wird sie von innen heraus immer breiter und drängt die Ränder der Mündung immer mehr nach außen (Abb. 5g, h). Dabei muß schließlich an dem Punkt, wo diese in die (festgewachsenen) Flügel übergehen, ein Knick auftreten, und so kommt es, daß am voll entfalteten Jugendblatt (Abb. 5i) die glänzende Fläche, der Ring, über das Flügelende hingebogen ist. Die ventrale Überbiegung der Mündung bleibt aber im Gegensatz zum Altersblatt erhalten.

Die Beschreibung des Altersblattes trifft im wesentlichen auch für *H. minor* Gleas. zu (Gleason 1939). (Herbarpflanzen vom Auyan-Tepui, leg. Cardona n. 2661, Tate n. 1126[1].) Ein beachtenswerter Unterschied liegt nur darin, daß sich die Kappe stärker verschmälert. Man kann geradezu von einem schmal geflügelten Stiel von $1^1/_2$ bis 3 mm Länge sprechen.

H. heterodoxa Steyerm. (vom Ptari-Tepui, leg. Steyermark n. 59651, 59934), die in denselben Formenkreis gehört wie *H. nutans* und *minor* (vgl. Steyermark), aber in allen Teilen größer ist, trägt die Kappe mit kaum verschmälerter Basis auf der Kanne und daher in aufrechter Haltung (wie der Sammler selbst schon hervorhebt). Ihr dorsales Spitzchen ist wegen der Größe des ganzen Blattes deutlicher (Abb. 6).

In der Gruppe der drei einander nahestehenden Arten vom Duida, *H. macdonaldae* Gleas., *tatei* Gleas., *tyleri* Gleas.[1] (Gleason 1931) stehen die schlanken Kannen vom Grunde an aufrecht und nicht

[1] Für Herbarmaterial all dieser neuen Arten bin ich dem Botanischen Garten in New York sehr zu Dank verpflichtet.

rosettig, sondern an einer aufrechten Achse verteilt. Ihre Öffnung ist gleichfalls ringlos und vorn etwas ausgeschnitten. Die Kappe ist zwar größer, aber im Vergleich zu der Kanne immer noch klein, und sitzt an derselben Stelle wie bei *H. nutans*. Sie hat auch dieselbe Form und Haltung. Bei *H. macdonaldae* (leg. Tate n. 1023) ist sie an ihrer Basis stark zusammengezogen (dieser „geflügelte Stiel" ist etwa 5 mm lang), während sie bei *H. tatei* (leg. Tate n. 453) und *H. tyleri* (leg. Tate n. 592) fast ohne Breitenänderung ansitzt. Jedoch zeigt *H. tyleri* eine andere Besonderheit: das Endspitzchen ist stark verlängert (bis zu $1^1/_2$ mm) und bogig rückwärts gekrümmt, während die Kappenränder wie üblich ventral vorwärts noch eine Kleinigkeit vorgewölbt sind (Abb. 5c).

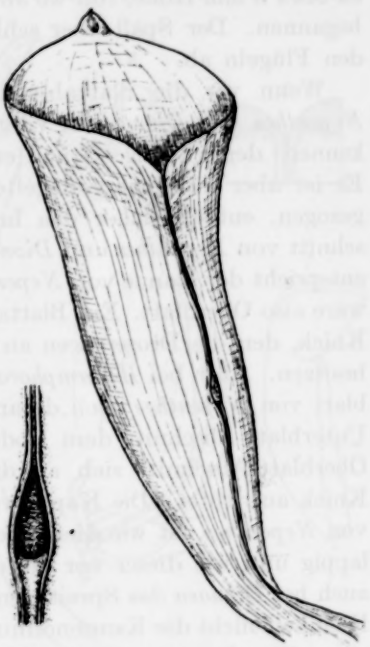

Abb. 6. *Heliamphora heterodoxa*, Altersblatt, verkl., daneben Spalt daraus, vergr.

Von *H. macdonaldae* ist auch das Jugendblatt bekannt, freilich nur in einem früheren Stadium (2 cm lang; erwachsenes Altersblatt 20 cm lang). Es gleicht im Typ völlig dem von *H. nutans*, nur ist die auf diesem Stadium übliche ventrale Überbiegung noch stärker (genau so an einem reduzierten Hochblatt des Blütenstandes).

Eine andere Besonderheit muß noch erwähnt werden: die Kanne wird ventral in mittlerer Höhe bei *H. tatei* und *macdonaldae* von einem Spalt durchbrochen (Abbildung bei Lloyd). Bei *H. nutans* fehlt er; indes weichen auch bei dieser Art (lebend beobachtet) die Flügel in der Mitte der Kanne weiter auseinander als am oberen Rand; und ein ungewöhnlich tiefer Ausschnitt eines Blattes endete in einem offenen Spalt, obgleich sich seine Ränder darüber schon eng aneinandergelegt hatten[1].

Einen ebensolchen Spalt beobachtete ich jedoch an *H. heterodoxa* (Abb. 6; leg. Steyermark n. 59651). An einer Kanne von 18 cm Länge waren vom ventralen Rand, der sich mit kurzem Ausschnitt schloß, vier

[1] Wasser hält die Kanne von *H. nutans* nicht, wie es für *H. tatei* von ihrem Entdecker Tate angegeben wird (Gleason 1931). Wenn man Wasser hineinfüllt, wird es in der Kanne bis in die Scheide hinuntergeleitet und tritt aus dieser hervor. Wasser, das oben in den ventralen Ausschnitt gerät, wird zwischen den Flügelleisten außen abgeleitet und in mittlerer Höhe, wo diese etwas auseinanderweichen, daher die seitliche Adhäsion aufhört, als Tropfen abgeschieden.

Zentimeter abwärts fest verwachsen, mit ganz unbedeutender Flügelung. Dann spaltete sich die Ventralnaht mit glatten Rändern auf etwa 1 cm Länge, nach unten bis zu 1 mm auseinanderweichend. Innerhalb dieses Spalts sah man wie bei *H. tatei* (leg. Tate n. 453) die Borsten des Inneren reusenartig übereinandergreifen (Abb. 6). Neben dem Spalt erhoben sich ganz allmählich auf weitere 5 cm abwärts die beiden ventralen Flügel zu etwa 3 mm Höhe, von wo ab dann die breiteren (6 mm hohen) Flügel begannen. Der Spalt aber schloß unten mit einer Rundung zwischen den Flügeln ab.

Wenn wir die Blattabschnitte von *Heliamphora* mit denen von *Nepenthes* und *Dionaea* in Vergleich setzen, können wir Folgendes erkennen: der scheidige Grund entspricht sich bei allen drei Gattungen. Er ist aber als breit geflügelte Basis bei *Heliamphora* höher hinaufgezogen, enthält daher den breit geflügelten zweiten Unterblatt-Abschnitt von *Nepenthes* und *Dionaea* mit. Die schmaler geflügelte Kanne entspricht der Kanne von *Nepenthes* und dem Klapporgan von *Dionaea*, wäre also Oberblatt. Ein Blattstiel fehlt und auch der charakteristische Knick, den die Droseraceen an der Grenze von Ober- und Unterblatt besitzen. Aber bei *Heliamphora* ist diese Grenze wie bei dem Jugendblatt von *Nepenthes* noch daran zu erkennen, daß der breit geflügelte Unterblatt-Abschnitt dem Boden aufliegt und der schmal geflügelte Oberblatt-Abschnitt sich an dieser Stelle mit einem nachträglichen Knick aufrichtet. Die Kappe von *Heliamphora* entspricht dem Deckel von *Nepenthes*, ist wie dieser ventral übergebogen, ist wie dieser zweilappig und wie dieser vor die dorsale freie Endspitze vorgezogen, die auch bei *Dionaea* das Spreitenende krönt. Die Kappe kann wegen ihrer Kleinheit nicht die Kannenöffnung decken; sie ist von Anfang an durch einen Einschnitt von ihr getrennt; die Flügelleisten laufen am oberen Kannenende als offene Ränder unterhalb der Kappe aus, während sie sich bei *Nepenthes* in den über sie herübergezogenen Deckel eindrücken. Sie sind aber auch bei *Heliamphora* zur Ringbildung geneigt, wie das Jugendblatt zeigt. Dabei ist beachtenswert, daß diese ringähnliche Wölbung vor der Mittelrippe nicht geschlossen werden kann, weil der aufrechte Kappenansatz die beiden Ränder getrennt hält. Bei *Nepenthes* ist der Deckelansatz schmaler, aber auch dort ist er die Ursache dafür, daß der Ring vor der Mittelrippe unterbrochen bleibt.

Sarracenia. Das Laubblatt der Gattung *Sarracenia* (Abb. 7) ist eine Weiterbildung dessen von *Heliamphora*. Es steht von Anfang an aufrecht, aber später erhebt sich auch bei ihm die Kanne meist bogig aufwärts über einem dem Boden anliegenden unteren Teil. Das typische Altersblatt beginnt unten mit einer langen, hautrandigen Scheide, die dem breitgeflügelten, langen Blattgrund von *Heliamphora* entspricht; dann folgt ein (nach ROTH bifazialer) stielähnlicher Abschnitt, auf dessen

Ventralseite sich die Scheidenränder zu einer Kante vereinigen. Die Aufrichtungszone würde wiederum den Beginn des Oberblattes anzeigen. Dieses ist als Kanne ausgebildet, auf deren Ventralseite der Saum sich zweischienig fortsetzt, jedoch als breiter Vorsprung. In dessen oberem Teil fand ich einmal sogar Zacken nach außen gerichtet, die den Zähnen von *Dionaea* entsprechen könnten. Den oberen Kannenrand schließt ein waagerechter Ring ab, der ventral vollständig geschlossen ist, aber vor der Blattentfaltung noch deutlich eine ventrale Naht zeigt, in die die beiden „Schienen" des Flügels ausmünden (Abb. 7a, b). Der Deckel ist dorsal breit angesetzt, seine Seitenlappen springen weit vor die freie Endspitze vor. Vor der Entfaltung gleicht er sehr der jungen Kappe von *Heliamphora* und ist wie diese durch einen ventralen Einschnitt von der Kanne getrennt (Abb. 7c). Nach der Entfaltung wird der Deckelansatz noch breiter und richtet sich bei den meisten Arten gerade auf. Die dorsale Ring-Unterbrechung ist daher bei dieser Gattung besonders breit.

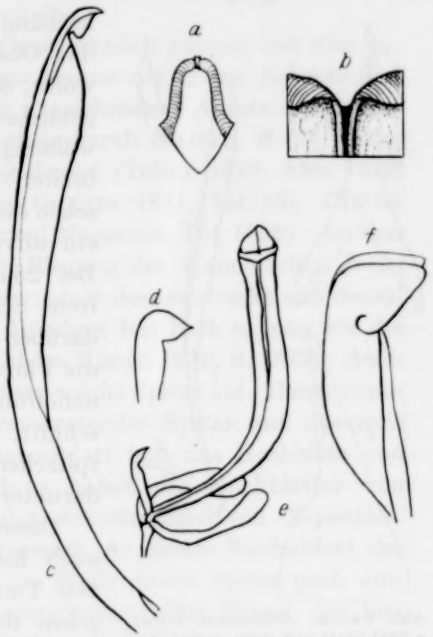

Abb. 7a—f. *Sarracenia flava;* a Ring, von oben (Dorsalseite vorn), b Ring von vorn, stark vergr., c unentfaltetes Altersblatt; d unentfaltetes Jugendblatt; e Sämling; f größeres Jugendblatt, entfaltet.

Außerdem „typischen" Altersblatt gibt es bei *Sarracenia* noch Früh- und Spätblätter, die jahreszeitlich vor und nach den Kannen erscheinen (Goebel 1891, S. 73). Die ersten gleichen völlig einem früh in der Entwicklung stehengebliebenen Altersblatt (Troll 1939, Abb. 1606 V, VI, unsere Abb. 8a, b): über einer geflügelten Scheide erhebt sich ein kegelförmiges Oberblatt; dessen unterstes Drittel ist eine runde Stielanlage, das mittlere Drittel zeigt ventral eine Flügelanlage, das oberste den Beginn eines Hohlraumes und die freie Spitze. Das Spätblatt dagegen (Abb. 8c—e) wird als *Rückbildung* des Kannenblattes verständlich; aus einer kurzen, geflügelten Scheide erhebt sich ein Stiel, der aufwärts in einen breiten, ventralen Flügel übergeht; dieser sitzt aber nicht einer Kanne an, sondern der Fläche einer massiven, schmalen Leiste, die am Rücken etwas ausgekehlt ist. Oben läuft das Blatt in ein kleines

Horn aus, das ganz der unentfalteten Deckelanlage des „typischen" Altersblattes gleicht.

Wir hätten also wieder die Gliederung: Unterblatt aus geflügelter Scheide, Oberblatt aus Stiel, Kanne und freier Endspitze mit deckelartigem Lappen. Diese Deutung wird durch die Ontogenie bestätigt (gute Bilder bei Troll und Roth). Bei $^1/_2$ mm Länge besteht das Blatt (eigene Untersuchungen) nur aus Unter- und Oberblatt, durch eine kleine Einkerbung getrennt; bei $1^1/_2$ mm Länge hat das Oberblatt sich ventral etwas vorgewölbt, die Grenze gegen das Unterblatt ist geblieben. Bei $4^1/_2$ mm Länge wird die Vorwölbung des Oberblattes zur Anlage des breiten Flügels für die Kanne, und zwischen dieser und der Unterblattgrenze bleibt ein unverändertes Stück: die Stielanlage. Bei 25 mm Blattlänge sieht man bereits freie Scheidenränder übereinandergreifen, darüber ein flügelloses Stück Stiel, dann die Flügelanlage, über ihr die spätere Kannenöffnung und, nach einem flachen Einschnitt, ein ventral übergebogenes Endspitzchen mit kleinem, ventralem Vorsprung darunter, dem späteren Deckel.

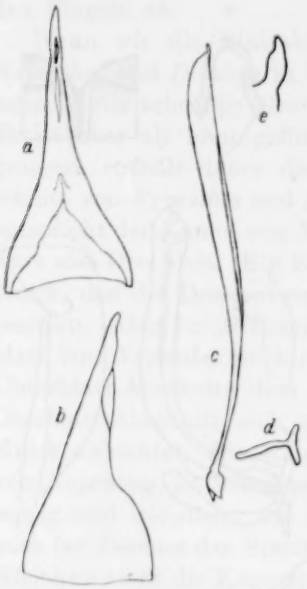

Abb. 8 a—e. *Sarracenia flava;* a Frühblatt von vorn, b von der Seite; c Spätblatt von der Seite, d im Querschnitt, e seine Spitze, vergr.

Dieselbe Auffassung der Blatt-Teile wird auch hier aus ontogenetischen Gründen von Troll vertreten. Unterschiede zwischen ihm und Roth bestehen wieder in Folgerungen aus der Histogenie. Diese berühren aber unseren Vergleich nicht. Die Ontogenie eines Formtyps kann eben eigene Wege einschlagen, nachdem er erst einmal (phylogenetisch) erreicht worden ist.

Das *Jugendblatt* von *Sarracenia* hat zur Hauptsache dieselbe Gestalt, nur der Deckel zeigt wichtige Besonderheiten. Er ist schon vor der Entfaltung stark ventral übergebogen, so daß die freie Endspitze fast waagerecht steht (Goebel 1891, S. 80, S. 81 Fig. 17; unsere Abb. 7d—f). Nach Öffnung der Kanne, wobei die Endspitze fast verschwindet, bildet er immer noch ein von der Mittelrippe durchzogenes Dach über der ventralwärts, nicht aufwärts gerichteten Öffnung (Abb. 7e). Später wachsen seine Vorderränder oben und unten weiter aus, so daß die Spitze zwischen den oberen ganz unsichtbar wird und die unteren als Öhrchen vorn neben der Kanne herabhängen (Abb. 7f). Dieser Jugendzustand bleibt als Dauerzustand erhalten bei *S. psittacina* und *S. minor*.

Bei allen anderen Arten richtet sich der Deckel auf. Das Jugendblatt von *Sarracenia* hat nun aber Ähnlichkeit mit dem von *Nepenthes*. Auch bei diesem ist die Kannenöffnung noch nicht aufwärts, sondern ventralwärts gerichtet und wird von einem übergebogenen Deckel überdacht, dessen Ansatzrand viel weiter nach vorn reicht als beim Altersblatt. Man darf diese beiden Gestalten unmittelbar miteinander verbinden; nur der Blattgrund sieht bei *Nepenthes* auch am Jugendblatt etwas anders aus, und die Flügelung ist zweiteilig.

Darlingtonia. *Darlingtonia*, im Prinzip ähnlich gebaut, hat eine gedrehte und stark ventral übergebogene Kanne mit kurzer Scheide und ohne Stiel. An der Blattspitze hängt aus schmalem Ansatz schon sehr früh ein Doppellappen statt des Deckels herab (Lloyd, S. 47). Eine Mittelspitze ist in erster Jugend angedeutet (Troll 1939, Abb. 1612, S. 1875; gute Entwicklungsbilder bei Goebel 1891, Taf. 19). Oft ist sie auch noch später erhalten (Botanical Magazine, Taf. 5920). An den Jugendblättern beginnt ebenfalls die Biegung der Kanne schon früh; der Flügel fehlt, auch der Deckellappen; statt dessen streckt sich dorsal eine schmale Spitze mit eingerollten Rändern fast halb so lang wie die ganze Kanne vor (gutes Keimlingsbild bei Troll 1939, S. 1873). Auch die allerersten, aufrechten Kannen weisen solche Spitze auf. Ihnen voran geht ein flaches Blatt mit weit heraustretender Spitze und oberseits verdickten Rändern, das an das Jugendblatt und das Hochblatt von *Aldrovanda* erinnert. Dieselbe Bildung haben die Hochblätter von *Heliamphora* und das erste Blatt der Achselsprosse von *Nepenthes:* Blattgrund mit Spitzchen als Spreitenrest. An einem Niederblatt des Rhizoms von *Darlingtonia* fand ich an Stelle dieser Spitze noch eine winzige, gedrehte Kanne als Spreitenrudiment. Der Flügel, der hier am Altersblatt vorhanden ist, fehlt am Jugendblatt, läuft nur als schwache Rippe von der Scheide aus ein Stück an der Kanne hinauf und verliert sich dann ganz. Ähnlich hört er auch bei *Nepenthes* an den Jugendblättern unterhalb der Kannenöffnung auf.

Überblick über die Laubblatt-Homologie.

Das Laubblatt der Sarraceniales ist also ein sehr plastischer Typ, aber doch einheitlich deutbar. Keine der Gattungen hat alle seine Möglichkeiten erschöpft, aber jede hat einige von ihnen verwirklicht. Einige zeigen auch kurze Steigerungsreihen solcher einmal ausgewählter Möglichkeiten.

Man kann den Grundtypus vielleicht folgendermaßen kennzeichnen: aus einem lange anhaltenden Längenwachstum des Blattes, das bei *Drosophyllum* und den schmalblättrigen *Drosera*-Arten durch eine schneckenförmig zurück- oder eingerollte, nur langsam spitzenwärts aufgelöste Knospenlage vorgeführt wird, ergibt sich eine Möglichkeit,

das Blatt von unten nach oben stärker zu gliedern als gewöhnlich (Abb. 9).

Der *Blattgrund* im engeren Sinne (f) ist bei den meisten Droseraceen nur eine scheidige Verbreiterung; bei *Drosera* gliedert er oft intrapetiolare Nebenblattbildungen aus. Bei den Sarraceniaceen stellt er eine etwas höhere Scheide dar, bei den Nepenthaceen eine kürzere.

Oberhalb des Blattgrundes, aber immer noch zum Unterblatt gehörig, laufen schmäler oder breiter bei vielen *Drosera*-Arten seitliche

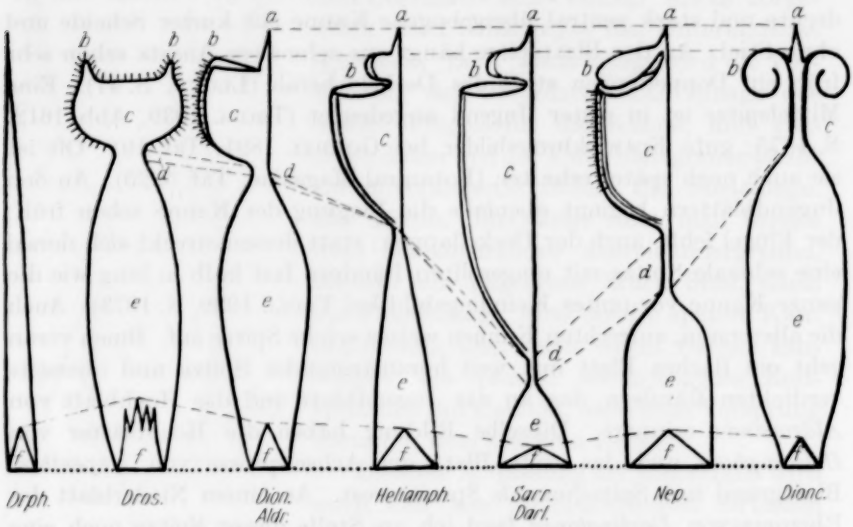

Abb. 9. Vergleichsschema der Blatt-Teile. *Drph.* Drosophyllum, *Dros.* Drosera, *Dion.* Dionaea, *Aldr.* Aldrovanda, *Hel.* Heliamphora, *Sarr.* Sarracenia, *Darl.* Darlingtonia, *Nep.* Nepenthes, *Dionc.* Dioncophyllaceae.

Flügel empor und enden verlaufend oder abgesetzt unter einem deutlich getrennten Oberblatt. Dieser *obere Teil des Unterblattes* (e) übertrifft an Flächenausdehnung oft die Spreite und ist in breiter Fläche bei *Dionaea*, *Aldrovanda*, vielen *Drosera*-Arten und bei *Nepenthes* vorhanden. Seine Knospenlage ist (außer bei *Nepenthes*) längsgefaltet. In dieser Haltung bleibt er für die Dauer bei den Sarraceniaceen; bei *Sarracenia* und *Darlingtonia* ist er in dieser Haltung zu *einem* Flügel verwachsen.

Von dem *Oberblatt* ist der *Stiel* (d) das am wenigsten konstante Merkmal dieser Blätter. Als kurzes Gelenk der Oberblattbasis steht er bei *Dionaea* und *Aldrovanda* in Zusammenhang mit der unabhängigen Bewegungsfähigkeit des Klapporgans, wird bei *Sarracenia* länger, bei *Nepenthes* sehr lang. Bei einigen *Drosera*-Arten ist er angedeutet, fehlt aber bei den meisten und bei *Drosophyllum*, *Heliamphora* und *Darlingtonia*.

Auch die *Spreite* (c) des Oberblattes kann noch aus mehreren Teilen bestehen. Ihr Hauptteil ist bei vielen *Drosera*-Arten (Sektion *Polypeltes*), bei *Dionaea* und *Aldrovanda* grubig vertieft, woraus bei den Sarraceniaceen und *Nepenthes* ein geschlossener Hohlraum wird.

Einige Gattungen lassen aber noch einen *oberen Spreitenteil* unterscheiden. Schon bei *Drosophyllum* fällt die lange Blattspitze auf, die ebenso bei einigen *Drosera*-Arten und bei dem Jugendblatt von *Darlingtonia* wiederkehrt. Und eine Spitze als auffallender Abschluß (a) ist bei fast allen Gattungen, mindestens in der Jugend, wiederzufinden.

Aber noch etwas anderes fällt am oberen Teil der Spreite auf: schon bei manchen *Drosera*-Arten (z. B. *Dr. auriculata*) sind paarige Vorderecken (b) über die Mitte des Spreitenendes vorgezogen. Ebenso sind bei den Sarraceniaceen zwei breite Randabschnitte vor die freie Endspitze vorgezogen, an der Kappe von *Heliamphora* schwach, an dem Deckel von *Sarracenia* stärker und an den hängenden Lappen von *Darlingtonia* ganz lang. An dem *Nepenthes*-Deckel, der unterhalb der Endspitze als geschlossene Fläche weit vorgezogen ist, lassen sie sich oft noch am Vorderrand erkennen. Zugleich sind diese paarigen Teile ventral über die Blattfläche erhoben (*Drosera auriculata* u. a.) oder sogar übergebogen (*Heliamphora, Sarracenia*), bei *Nepenthes* so stark, daß sie als Deckel fest auf die vorderen Spreitenränder gepreßt liegen. Es ist offenbar der vorderste Spreitenteil, beiderseits der Mittelrippe, der aus dem Zwang der Verwachsung zur unifazialen Kanne frei bleibt und sich weniger oder mehr ausbreitet. Dadurch wird auch verständlich, daß die ganz bifazialen Droseraceen keinen entsprechenden Oberblatt-Teil ausbilden; bei ihnen entfaltet sich die ganze Spreite frei.

Dioncophyllaceen. In denselben Rahmen fügt sich nun auch das Laubblatt der Dioncophyllaceen ein (Shaw), die seit Sprague öfters mit den Nepenthaceen verglichen werden. Ich konnte am Muséum d'Histoire Naturelle de Paris Herbarmaterial von *Habropetalum dawei*, *Triphyophyllum peltatum* und *Dioncophyllum thollonii* studieren[1]. Deutlich ließ sich erkennen, daß normal stets eine Endspitze vorhanden ist, die *aus der Mittelrippe rückenständig* ihren Ursprung nimmt, und daß aus den verstärkten Blatträndern zwei Kanten *ventral* bis an die Enden der beiden apikalen Hörner des Blattes laufen (Abb. 10a, c). Auch bei *Nepenthes* ist die dorsale Endspitze vorhanden, und auch bei ihr laufen zwei ventrale Leisten aus den Rändern des „Fügelteils" bis unter die Blattspitze hinauf. Vor der Entfaltung stehen die genannten Blatthörner nicht nach außen, sondern nach innen vorwärts gebogen (Abb. 10b) wie die beiden Lappenhälften von *Darlingtonia* oder die beiden Spreitenhörner von *Drosera auriculata*. Bei *Triphyophyllum peltatum* fehlten

[1] Hierfür sage ich der Direktion auch an dieser Stelle meinen besten Dank.

an einem Ersatztrieb (an Kurztrieben nach Shaw) die Hörner und die Spitze; aber dann endete auch die Mittelrippe schon vor dem Blattrand und zwar gabelig. Die jüngsten Blätter dieser Art (an sterilen Trieben nach Shaw) ähneln denen von *Drosophyllum*, sind auch wie diese rückwärts gerollt, und ihre Mittelrippe läßt sich wie dort als dorsale Kante aufwärts verfolgen.

Ein Vergleich würde zu folgender Deutung führen: der Blattgrund besteht aus einer kurzen Scheide und einem breit geflügelten Teil, der scheinbaren Spreite, die in der engen, geraden Seitennervatur, in Textur, Umriß und in der eingerollten Knospenlage dem Flügelteil von *Nepenthes* gleicht. Manchmal (bei *Habropetalum dawei*) tritt zwischen beiden eine schmale, aber geflügelte Zone auf, die einen Stiel vortäuscht, wie in manchen Fällen bei *Nepenthes* gleichfalls. Hiernach würde also der flächenhafte Teil des Dioncophyllaceen-Blattes noch zum Unterblatt gehören und die eigentliche Spreite wäre gegenüber *Nepenthes* stark reduziert, nämlich auf die obere Verschmälerung, die beiden Hörner und die Mittelspitze.

Abb. 10 a—c. a *Habropetalum dawei*, Blattspitze von der Unterseite (nur eines der Hörner sichtbar); b *Dioncophyllum thollonii*, junge Blattspitze, c fertige Blattspitze.

Vergleich der Blüten.

Natürlich folgen aus diesem morphologischen Vergleich auch phylogenetische Zusammenhänge. Da ist es dann notwendig, zu prüfen, ob sie durch die *Blütenmerkmale* bestätigt werden. Man kann nicht erwarten, daß Merkmale aus verschiedenen Bereichen der Pflanze dieselbe Progressionsstufe (an den heute lebenden Arten!) aufweisen, d. h. daß dieselben Taxa in mehreren Merkmalsbereichen gleichsinnig oder gar gleichrangig abgeleitet sind. Wenn jedoch die verschiedenen Stufen wirklich zueinander gehören, sollte es möglich sein, sie aus einem gemeinsamen Merkmals*vorrat* ableitbar darzustellen. Das haben wir für das Laubblatt getan und wollen es jetzt für die Blüten gleichfalls überprüfen.

Die drei hier angenommenen Familien wurden zuerst von Eichler in nähere Beziehung zueinander gebracht. Sein damals neues Verfahren, mit Hilfe des Diagramms von auffälligen Unterschieden in Größe und Plastik der Blüten abzusehen, erleichterte eine solche Auffassung. Denn zunächst erscheinen die habituellen Unterschiede der drei Familien im Blütenbau nicht weniger groß als im Blattbau.

Blütenstände.

Die Blütenstände sind bei den Droseraceen Cymen mit verschieden weit gehender Reduktion, meist Wickel, diese oft traubenförmig verlängert mit Unterdrückung der Deck- und Vorblätter. *Nepenthes* hat lange, deckblattlose Trauben, deren Seitenachsen verkürzte, meist zwei- bis einblütige Cymen sind. Bei den westlichsten Arten sind diese reichblütiger: *N. madagascariensis* (Madagaskar), *N. pervillei* (Seychellen), *N. distillatoria* (Ceylon), *N. ampullaria* (Malacca bis Neuguinea). Die Entstehung solcher unechter Trauben zeigt *Drosera stolonifera* aus West-Australien (die übrigens quirlige Blattstellung aufweist wie *Aldrovanda*): die untersten Glieder mehrerer nebeneinanderstehender Wickel können ungleich hoch miteinander verwachsen, so daß eine deckblattlose Scheintraube mit mehreren scheinbar seitenständigen Wickeln entsteht.

Einzelblüten.

Droseraceen. Für Betrachtung der Einzelblüten finden wir unter den Droseraceen die vollständigsten bei *Drosophyllum* und *Dionaea*. Beide sind durchweg fünfgliedrig mit normaler Alternanz, beide haben meist zwei Kreise von je 5 Staubblättern, manchmal noch 5 oder 10 mehr. Bei *Dionaea* sind sie alle am Grunde ganz kurz verwachsen. Die Antheren werden bei beiden intrors angelegt, aber ihre Fächer öffnen sich ganz nach den Seiten. Beide Gattungen haben einen einfächerigen Fruchtknoten aus 5 alternierenden Carpellen, in dem die anatropen Samenanlagen auf grundständige Plazenten verteilt sind, bei *Dionaea* in den 5 Feldern der hier durch tiefe Einfaltungen geschiedenen Carpell-Anteile. Fünf Narben sitzen bei *Drosophyllum* als Kugeln auf fünf getrennten Griffeln, die sich dicht über dem Fruchtknoten scharf waagerecht auswärts biegen; bei *Dionaea* sind sie in viele feine Zipfel geteilt und krönen einen gemeinsamen Griffel.

Von *Dionaea* aus gelangt man durch Reduktion zu *Aldrovanda:* die Wickel sind reduziert auf Einzelblüten, in denen nur 5 episepale Staubblätter mit seitlich sich öffnenden Antheren sitzen. Der Fruchtknoten trägt 5 Griffel, die sofort stark auswärts biegen und wie bei *Dionaea* in feine Zipfel enden. Er enthält nur wenige Samenanlagen (2—3 an jeder Fachplazenta), und zwar wandständig. Die Kapsel, die schon bei *Dionaea* unregelmäßig aufreißt, öffnet sich bei *Aldrovanda* gar nicht.

Einen ähnlichen Fortschritt stellt *Drosera* gegenüber *Drosophyllum* dar. Bei manchen Arten *(Dr. subhirtella, sulphurea,* bisweilen auch *cistiflora)* sind die Blüten groß und gelb wie bei *Drosophyllum*, bei anderen rot, bei den meisten weiß und kleiner. Sie haben meist 5, bei *Dr. pygmaea* 4, bei *Dr. heterophylla* 8 Kelch- und Kronblätter und ebenso viele Staubblätter in normaler Alternanz. Die Antheren öffnen sich

stark seitlich, werden aber extrors durch ein breites Rauten-Konnektiv. Der ungefächerte Fruchtknoten ist oft isomer, dann epipetal, meist aber in fünfzähligen Blüten dreizählig. Auf ihm sitzen die scharf herabgebogenen Griffel, die sich ein oder mehrere Male gabelig teilen und auf einem etwas keuligen Ende die Narben tragen. Die Samenanlagen sitzen an gleichzähligen Plazentarstreifen am Grunde und an den Wänden. Die Kapsel ist fachspaltig wie bei *Drosophyllum*.

Die Zusammenhänge zwischen den Droseraceen-Gattungen stellen sich im Blütenbau folgendermaßen dar: *Drosophyllum* und *Drosera* haben gemeinsam: Kelchblätter mit Drüsententakeln (*Drosera* nicht immer), gelbe Kronblätter (*Drosera* nur wenige Arten), feste, nicht durchscheinende Kronblätter, seitlich geöffnete Antheren, isomere Carpelle (bei *Drosera* nur in einigen Sektionen), fachspaltige Kapsel, lange Blütenstandsachse. — *Dionaea* und *Aldrovanda* haben gemeinsam: Kelchblätter ohne Tentakeln, fast oder ganz durchscheinende Kronblätter, seitlich geöffnete Antheren, isomere Carpelle, unregelmäßig oder gar nicht geöffnete Kapsel, kaum oder gar nicht erkennbare Hauptachse innerhalb des Blütenstandes.

Es wäre also paarweise eine nähere Beziehung zwischen *Drosophyllum* und *Drosera* und zwischen *Dionaea* und *Aldrovanda* erkennbar. Dieselbe hatten wir auch im Blattbau kennengelernt: bei dem ersten Paar Blätter mit Tentakeln und mit langdauerndem Spitzenwachstum (*Drosera* in mehreren Arten), bei dem zweiten Paar Blätter mit Klappfalle. — Innerhalb der Paare ist dann jedesmal die zweitgenannte Gattung gegenüber der erstgenannten in mehreren Merkmalen abgeleitet. Der Schritt von *Drosophyllum* zu *Drosera* führt von vielgabeligen Cymen über reichere und ärmere Wickel bis zu Einzelblüten (z. B. *Dr. cistiflora*), von 10—20 Staubblättern ohne verbreitertes Konnektiv zu 5, die durch Konnektiv-Verbreiterung fast extrors sind, von 5 Fruchtblättern zu 3, von einfachen zu gegabelten Griffeln. Der Schritt von *Dionaea* zu *Aldrovanda* führt von der Trugdolde zur Einzelblüte, von 10—20 Staubblättern zu 5, von einfachen zu gegabelten Griffeln, von vielen zu wenigen Samenanlagen.

Sarraceniaceen. Vergleichen wir nun in sich die Einzelblüten der Sarraceniaceen. Alle Gattungen haben hier große Blüten. Am vollständigsten sind die von *Sarracenia* und *Darlingtonia*. Bei *Darlingtonia* schließt eine etwa 8 cm große, hängende Einzelblüte einen mit Hochblättern besetzten Schaft ab. Sie ist fünfzählig. Ihre Petalen sind in $^2/_3$ der Länge seitlich zusammengezogen. Die Staubblätter stehen angeblich in *einem* Kreis zu 15, in Dreiergruppen vor jedem Petalum. Der Fruchtknoten ist auffallend groß; 5 epipetale Narbenstrahlen, die sich über dem Griffel schroff abwärts biegen, wachsen aus ihm hervor. Zahlreiche Samenanlagen besetzen die zentralwinkelständigen Plazenten der 5 vollständigen Fächer. Die Kapsel ist fachspaltig.

Die Blüte von *Sarracenia* ist ähnlich gebaut. Jedoch gehen hier nur 3 Hochblätter dem Kelch voran, und zwar dicht unter ihm. Nur zweimal habe ich an Bastarden von *S. flava* mehrere Hochblätter über den Schaft verteilt gesehen wie bei *Darlingtonia*, und einmal entsprang sogar aus dem obersten noch eine zweite Blüte. Die Staubblätter stehen pentamer in Gruppen. Bei *S. psittacina* (Abb. 11) beobachtete ich zu äußerst 5 episepale Einzelstamina, dann 5 epipetale, neben diesen jederseits etwas weiter innen je eine Dreiergruppe, deren mittleres Staubblatt weiter innen stand. Bei *S. flava* bemerkte ich zu äußerst 5 episepale Einzelstamina, dann 5 epipetale Dreiergruppen, dann vor jedem Kelchblatt 5—6 Staubblätter in V-förmiger Anordnung und vor jedem Kronblatt 5 in einer leicht auswärts konvexen Verteilung. Die Zahlen können etwas schwanken wie bei *Dionaea* und *Drosophyllum*. Bemerkenswert sind die Antheren: anfangs intrors, biegen sie sich in der Anthese nach außen über, so daß sie zuletzt scheinbar extrors stehen. Der Pollen ist länglich, zweifurchig, nicht in Tetraden zusammenhängend wie e i Droseraceen und Nepenthaceen. Die Mitte der Blüte nimmt wieder ein großer Fruchtknoten ein. Sein kurzer Griffel entfaltet über sich ein breites Schirmdach mt 5 feinen, episepalen Narbenspitzchen. In dessen Buchten pressen sich die in $^2/_3$ ihrer Länge quergefalteten Petalen ein. Manchmal (an Bastarden von *S. drummondii*) kann man ihn in 5 getrennte Rippen aufgelöst sehen, ähnlich *Darlingtonia*. Die 5 Fruchtknotenfächer sind nach Eichler oft unvollständig geschieden. Die zahlreichen Samenanlagen sitzen an stielartigen Plazenten, die sich aus dem Grunde jedes Zentralwinkels erheben. Die Frucht ist eine fachspaltige Kapsel.

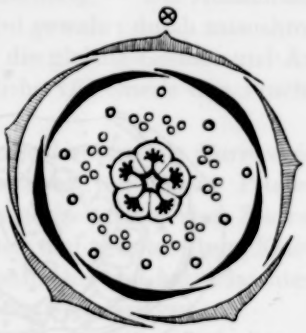

Abb. 11. Empirisches Blütendiagramm einer *Sarracenia psittacina*.

Heliamphora besitzt nur im Gynaeceum eine gefestigte Zahl der Teile, nämlich drei. Die Zahlen aller übrigen Kreise schwanken etwas. Die Blütenhülle ist nur einfach, aus 3—6, meist 4 Tepalen von abnehmender Größe in spiraliger Anordnung aufgebaut. Sie sind grünlichweiß, derb und ungegliedert, so daß man sie als Kelchblätter ansprechen muß; auch deshalb, weil der äußere Staubblattkreis, bei *Sarracenia* episepal, hier ebenfalls epitepal steht. Die Staubblätter tragen große Antheren, die wie bei *Sarracenia* durch Überkippen schein-extrors werden. Sie verteilen sich auf 2—3 alternierende, meist pleiomere Kreise. Oft tritt in dem Sektor des breitesten Tepalums noch ein überzähliges Staubblatt in einem oder in allen Kreisen hinzu. Der Fruchtknoten ist groß und enthält stets 3 Fächer, deren Plazenten im unteren Teil zentralwinkelständig sind, im oberen Teil aber zu drei aus der Wand

entspringenden T-Leisten auseinanderweichen. Gekrönt wird er von einem kurzen Griffel mit 3 kurz gefransten Narben. Die Frucht ist eine fachspaltige, vielsamige Kapsel.

Meine Einzelbefunde waren bei *H. nutans* (lebend): 3—4 Tepalen, das erste schräg vorn, zwei Staubblattkreise, der äußere paarig epitepal, der innere alternierend, paarig oder vervierfacht; der Fruchtknoten dreifächrig, ein unpaares Fach über dem ersten Tepalum (Abb. 12).

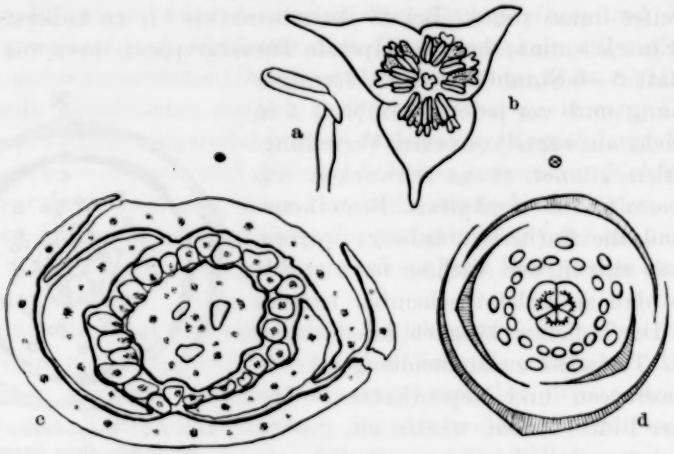

Abb. 12 a—d. a *Heliamphora nutans*, Staubblatt, b Blüte, von oben, c Querschnitt einer Blütenknospe, d danach konstruiertes Diagramm.

Die anderen Arten sind mir nur aus Herbarmaterial bekannt. Ich fand an *H. minor* (zwei Blüten, Cardona n. 2661) vier gleich große, lang zugespitzte Tepala; Stamina in kleinerer Zahl als bei *H. nutans*, etwa 12; Narbenstrahlen 3.

An *H. heterodoxa* sah ich (Steyermark n. 60242) vier Tepala, etwas größer als bei *H. nutans* und *minor*; 8 Stamina, davon 4 epitepal, 4 alternitepal, anscheinend in zwei Kreisen; dazu einen Fruchtknoten mit 3 Narbenstrahlen. Eine andere Blüte hatte 6 Tepala, 11 Stamina und 2 Narbenstrahlen.

Die am meisten abweichende Art, *H. macdonaldae* (Tate n. 1023), ließ eine Blüte mit 5 großen, ungleichen Tepalen erkennen (auch 6 kommen vor), darin 28 Stamina in mehreren alternierenden Kreisen, 3 Narbenstrahlen über einem länglichen, borstig behaarten Fruchtknoten, davon 2 in den Sektoren der beiden größten (äußersten) Tepalen.

Bei *H. tatei* (Tate n. 453) zählte ich zu 3 großen (6 cm langen) Tepalen etwa 24 Staubblätter und einen kugeligen, behaarten Fruchtknoten mit dreifurchigem Griffel.

H. tyleri (Tate n. 592) enthielt (in 2 Blüten) wenige Staubblätter (etwa 10, aber viele davon abgefallen), je 6 Tepalen und drei Narbenstrahlen auf dem Griffel.

Die Fruchtknoten sind bei allen Arten außer *H. macdonaldae* kugelig und weich behaart, bei *H. nutans* kahl.

Es bedarf wohl keines Beweises, daß die Blüten von *Darlingtonia* und *Sarracenia* untereinander mehr Ähnlichkeiten aufweisen als mit *Heliamphora*. Sie stehen einzeln und sind fünfzählig, mit doppeltem Perianth. Ihr Fruchtknoten ist isomer. Die von *Heliamphora* sind oft etwas kleiner, stehen in Trauben, sind 4- oder 3zählig, mit einfachem Perigon, und ihr Fruchtknoten ist nur dreifächerig. — Der Zusammenhang mit den beiden anderen Gattungen wird gewahrt durch ausnahmsweise Mehrblütigkeit bei *Sarracenia*, durch die gleiche Gestalt und Anordnung der Staubblätter, durch gelegentliche Oligomerie des Fruchtknotens bei *Sarracenia*.

Darlingtonia hat mehr primitive Merkmale bewahrt als *Sarracenia:* mehrere zerstreute Hochblätter am Blütenschaft, einfachere Petalen, einfache Narbenstrahlen, Plazenten in der ganzen Höhe des Zentralwinkels. *Sarracenia* hat nur 3 Hochblätter dicht unter dem Kelch, hat gekniete Petalen, schirmförmige Narbenfläche und hat Plazenten, die gestielt aus dem Grunde des Zentralwinkels entspringen.

Das Laubblatt von *Darlingtonia* könnte man, weil es gedreht und übergebogen ist, für abgeleiteter halten als das von *Sarracenia*. Aber das muß nicht so sein. Denn die Überbiegung zeigen ja auch die Jugendblätter von *Sarracenia* und die Altersblätter von *S. psittacina* und *minor*. Das *Darlingtonia*-Blatt ist von Jugend an freier — der Deckel steht z. B. weniger unter Zwang — und das allererste Blatt ist noch flächenhaft; daher können die vorher genannten Merkmale auch als eine Besonderheit der Gattung bewertet werden, die nicht eine *höhere* Organisation darstellt.

Schwerer zu beurteilen ist *Heliamphora*. Ihr Blütenstand ist primitiver, ihre Blüte aber abgeleiteter. Das Laubblatt mit seiner weiten Öffnung und seinem unverwachsenen Flügelsaum ist gleichfalls als primitiver anzusehen. Man kann daraus nur schließen, daß die drei Gattungen Merkmale ihrer Vorfahren von ungleicher Wertigkeit gemischt bewahrt haben. Das Verständnis hierfür wird erleichtert durch ihre starke räumliche Isolierung: *Heliamphora* im Guyana-Hochland von Venezuela, *Darlingtonia* in Kalifornien und Oregon, *Sarracenia* im atlantischen Nordamerika.

Nepenthaceen. Die Nepenthaceen scheinen zunächst erheblich andere Blüten zu haben. Sie sind zweihäusig, klein und haben ein einfaches, sepaloides Perigon aus 4 Gliedern, nur bei *N. pervillei* aus 3 etwas verwachsenen. In der weiblichen Blüte stehen bei Vierzähligkeit

4 Fruchtknotenfächer epitepal; ihre Narben liegen flach auf den Fächern, bei manchen Arten mit sehr kurzem Griffel, bei manchen sind sie V-förmig-zweispaltig. Sie sind voneinander durch schmale, aber deutliche Furchen geschieden. Wenn sie zweispaltig sind, ist aber der Zwischenraum zwischen den beiden Schenkeln *einer* Narbe breiter als die Trennfurchen gegen die Nachbarnarben, die über den Scheidewänden liegen. Hieraus erklärt sich wohl die Angabe, daß die Narben kommissural ständen. Verstärkt wird dieser Eindruck durch die Frucht: da die Kapsel fachspaltig aufspringt, zerreißt sie die Narben in der Fruchtblattmitte, und zwei nicht zusammengehörende Narbenhälften krönen die einzelne Fruchtklappe. Die Samenanlagen sitzen in großer Zahl an den inneren Teilen der Scheidewände, die in der Fruchtknotenmitte nicht ganz zusammenschließen, sondern sich nur durch die dicken Plazentarleisten berühren (Stern, Fig. 20), also ähnlich wie bei *Heliamphora*. Die männliche Blüte enthält ein erst spät sich streckendes Androphor, das nach Stern aus der Blütenachse hervorgeht. Es trägt einen kugeligen Kopf, an und auf dem die Antheren liegen. Diese haben die Gestalt der extrors übergekippten Antheren von *Sarracenia* und *Heliamphora*. Ihre Anordnung ist undeutlich, jedoch lassen sich ein oder mehrere Kreise erkennen. Nur *ein* Kreis aus 4—6 Staubblättern findet sich z. B. bei *N. tentaculata*. Bei anderen Arten steigt die Zahl auf 8, 12, 16. Dann sieht man den obersten Kreis sich von oben her zwischen die äußeren schieben; seine 4 oben auf dem Kopf des Androphors liegenden Antheren reichen weniger tief herab als die übrigen und liegen oft epitepal. Aber ihre Stellung kann auch unregelmäßig sein. Der äußerste Kreis wird nach Stern (Fig. 19) alternitepal angelegt, und an entwickelten Blüten fand ich, wenn überhaupt eine ungleiche Insertionshöhe erkennbar war, ebenfalls stets die tiefsten Antheren auf Lücke der Tepalen.

Angeschlossen werden kann *Nepenthes* demnach an *Heliamphora*, mit der sie das einfache, 3- bis 4zählige Perigon und die Form der Staubblätter, die kurzen Narben, den coenocarp-paracarpen Fruchtknoten und die vorspringenden Plazenten gemeinsam hat. Ihre Blütenstände und die Kleinheit ihrer Blüten, auch der Tetradenpollen, lassen sich besser von den Droseraceen aus verstehen. Für das Laubblatt fanden wir dieselben Anschluß-Möglichkeiten: an Sarraceniaceen, aber auch Ähnlichkeit mit der Droseracee *Dionaea*.

Gegenseitige Stellung der Familien.

Bei einem Gesamt-Überblick über die 3 Familien kann man die Sarraceniaceen von den Droseraceen etwas schärfer trennen. Die Ne-

penthaceen muß man den Sarraceniaceen anschließen, aber einige ihrer Merkmale weisen auch auf die Droseraceen hin (vgl. auch STERN, S. 276). So sind z. B. die Blüten der Droseraceen kleiner oder sogar klein, die der Sarraceniaceen groß, die der Nepenthaceen klein. Die Petalen der Sarraceniaceen sind, wenn sie nicht fehlen *(Heliamphora)*, etwas gefaltet, die der Droseraceen glatt. Die Antheren der Droseraceen öffnen sich seitlich und werden bei *Drosera* extrors, die der Sarraceniaceen und Nepenthaceen springen normal auf, nehmen aber nachträglich eine extrorse Haltung an. Die Fruchtknoten der Droseraceen und Nepenthaceen sind klein, die der Sarraceniaceen groß. Die Griffel und Narben sind bei den Droseraceen (außer *Dionaea*) und bei *Nepenthes* niedergedrückt und oft gegabelt, bei den Sarraceniaceen nur andeutungsweise über einem aufrechten Griffel. Die Samenanlagen sitzen bei Droseraceen grund- oder wandständig in ungefächerten Fruchtknoten, bei Sarraceniaceen und Nepenthaceen zentralwinkelständig in getrennten Fächern, nur teilweise mit Übergang auf die Wand oder Beschränkung auf den Grund. Der Pollen der Droseraceen und Nepenthaceen bleibt in Tetraden beisammen, der der Sarraceniaceen nicht.

Im ganzen erwecken also die 3 Familien durch ihren Blütenbau denselben Eindruck wie durch ihren Blattbau: alle haben sie aus einem gemeinsamen Merkmalsvorrat ihrer Vorfahren einiges entnommen, das bald in der einen, bald in der anderen auftritt und dadurch Beziehungen zwischen ihnen allen selbst bei geringerer Allgemein-Ähnlichkeit herstellt (Abb. 13).

Anschluß der Sarraceniales.

Die weitere systematische Frage ist nun, ob andere heutige Familien einen Anhalt dafür bieten können, woher jener „Merkmalsvorrat der Vorfahren" stammen könnte. Das kann natürlich nur durch wenige Merkmale erkennbar werden. So fällt z. B. auf, daß niedergedrückte, keulige Griffel und gefranste Narben häufig sind, verbunden mit Dreizähligkeit des Fruchtknotens und mit wandständigen Samenanlagen. Das sind nun Eigentümlichkeiten, die sich unter den *Cistaceen* in ganz ähnlicher Weise finden. Die Staubblätter von *Cistus villosus* z. B. haben außerdem ganz denselben Bau wie die von *Drosera capensis*, mit Rauten-Konnektiv und fast extrorser Anthere. Auch die cymösen Blütenstände mit lockeren, traubenförmigen Wickeln finden sich bei Cistaceen wieder. Zarte Petalen, oft mit gedrehter Knospenlage, in den Farben gelb, weiß und rot, kennzeichnen Droseraceen wie Cistaceen, ferner auch die pentamere Anordnung der Staubblätter in Gruppen. Auch die kurze Dauer der Blüte am Tage ist eine weitere Übereinstimmung, und nicht unwesentlich auch die reichliche Drüsenbehaarung. Unter seinen „Cistifloren" hat schon EICHLER die Droseraceen untergebracht.

Die Sarraceniaceen weisen uns auf eine andere, gleichfalls den Cistaceen nicht fernstehende Familie hin: die drei Hochblätter unter dem Kelch, die großen, fleischigen Blüten, die großen, extrors überkippenden Antheren, die niedergedrückten Narben, die großen, dreizähligen Fruchtknoten mit oft parietalen Samenanlagen sind eine Eigentümlichkeit der *Passifloraceen*! Deren Laubblatt ist ebenfalls sehr plastisch; oft ist eine freie Mittelspitze vorhanden, die auch von verwüchsigen Seitenteilen der Spreite überragt werden kann; schildförmige Blätter, nach Troll (1932) eine Vorstufe zu Schlauchblättern, sind nicht selten. Bei den verwandten Marcgraviaceen sind sogar Schlauchblätter im Blütenstand vorhanden, freilich von anderem Bau (vgl. Goebel 1933, S. 1590). Auch für das Androphor von *Nepenthes* findet sich in dem Androgynophor von *Passiflora* ein Gegenstück. Die sehr wechselnde, aber oft bedeutende Größe der Blüten findet sich ebenfalls bei *Passiflora*.

Wir enden also mit unseren Ableitungen bei mehreren Familien der Parietales. Das erklärt zugleich die Ähnlichkeiten und die Durchmischung dieser Ähnlichkeiten bei den Sarraceniales. Weiterhin weisen die Parietales im Sinne von Engler Beziehungen zu den Rhoeadales und Ranales auf, eine Erkenntnis, die dem Inhalt nach schon von Decandolle und Bentham vertreten wurde. Es bleibt aber zu betonen, daß die Blütenbeziehungen der Sarraceniales zu diesen beiden Reihen ganz allgemeiner Natur sind, während die oben genannten Merkmale, auch die vegetativen, ausdrücklich auf bestimmte Parietales als Bindeglied hinführen.

Dioncophyllaceen. Eine weitere Stützung erfahren auch diese Ableitungen wiederum durch die Familie der Dioncophyllaceen (Abbildungen bei Shaw). Hier kennt man bei *Habropetalum* U-förmige Griffel wie bei *Drosophyllum* auf einer zweiklappigen Kapsel, fünf zarte, contort deckende Petalen wie bei *Drosera*, dazu 5 lange Sepalen und 10 Stamina mit kurzen Antheren. *Triphyophyllum* hat 5 kurze Sepala, 5 große, derbe Petala (wie *Sarracenia*), 10 Stamina mit langen Antheren und 5 (—3?) Fruchtblätter mit gabelig-vielteiligen Narben wie *Drosera*. *Dioncophyllum* ähnelt dem Vorigen, nur hat es 10—25 Stamina in alternierenden Kreisen und 5 einfache Griffel. Die Blütenstände sind bei allen cymös. Die Früchte sind fachspaltige Kapseln mit großen Samen und weichen schon sehr früh in ihre Klappen auseinander. Dadurch entsprechen sie Flacourtiaceen, denen die Gattungen früher zugerechnet wurden, einer Familie der Parietales.

Im ganzen weisen die Merkmale der Dioncophyllaceen nach Shaw aus morphologischen Gründen und nach Metcalfe aus anatomischen auf *Nepenthes* und Droseraceen hin, andererseits auf Ancistrocladaceen,

nach SPRAGUE auch auf Cistaceen und andere Parietales. Sie schließen sich also nicht nur den Sarraceniales an, sondern auch deren hier ermittelten Verwandten (Abb. 13).

Diese Anschlüsse bilden für uns zugleich ein experimentum crucis: weil sie auf einen zusammengehörigen Formenkreis hinleiten, beweisen sie damit rückwärts, daß die drei Familien der Sarraceniales wirklich zusammengehören, daß somit die hervorgehobenen Ähnlichkeiten Homologien sind.

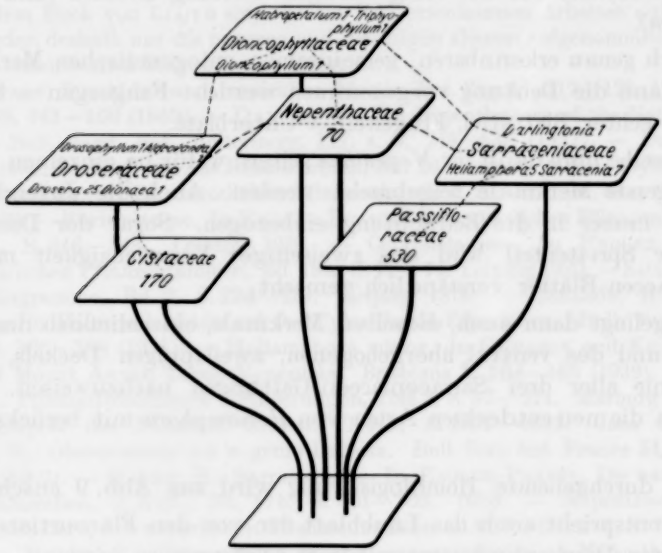

Abb. 13. Schema der Organisationshöhen und Zusammenhänge der Sarraceniales.

Folgende Arten habe ich im Botanischen Garten München lebend untersucht: *Aldrovanda vesiculosa, Cephalotus follicularis, Darlingtonia californica, Dionaea muscipula, Drosera auriculata, binata, capensis, dichotoma, pygmaea, rotundifolia, Drosophyllum lusitanicum, Heliamphora nutans, Nepenthes gracilis, hookeriana, rafflesiana, sanguinea* und Bastarde, *Roridula gorgonias, Sarracenia drummondii, flava, psittacina, purpurea* und Bastarde. — Fräulein Dr. A. SCHREIBER danke ich herzlich für die Anfertigung der Mikrotomschnitte.

Zusammenfassung.

Ausgehend von dem Gedanken, daß die natürliche Verwandtschaft nicht nur für das Ableiten von Abstammungsbeziehungen, sondern auch für die Homologisierung von Gestaltstypen einen Rückhalt ergibt — weil sie für beide eine Voraussetzung ist —, wird der Versuch gemacht, die Laubblätter aller *Sarraceniales* aneinander anzuschließen.

Nach Ausscheidung der Cephalotaceen, Roridulaceen, Byblidaceen werden bemerkenswerte Übereinstimmungen zwischen dem Klappenfallen-Blatt von *Dionaea* und der Kanne von *Nepenthes* aufgedeckt, nämlich: die freie Endspitze, die Hohlfläche mit den Wimpersäumen — bei ungewimperten Ober- und Unterrändern —, der Knick zwischen Falle und Flügelteil, dieser Flügelteil selbst und schließlich die Existenz von Jugend- und Altersblättern.

Ein Anschluß an gewöhnliche Blätter gelingt von *Dionaea* (und *Aldrovanda*) her bei der vielgestaltigen Gattung *Drosera* (und *Drosophyllum*).

Nach genau erkennbaren, gemeinsamen ontogenetischen Merkmalen kann dann die Deutung vorgenommen werden: Fangorgan = Spreite, Stiel = echter Blattstiel, Flügelteil = Unterblatt.

Dasselbe muß dann für *Nepenthes* gelten, wofür im einzelnen weitere bestätigende Merkmale beigebracht werden. Auch die Jugendblätter werden immer in die Betrachtung einbezogen. Sogar der Deckel als oberster Spreitenteil wird aus zweiseitiger Vorwüchsigkeit mancher Droseraceen-Blätter verständlich gemacht.

Es gelingt dann auch, dieselben Merkmale, einschließlich der freien Spitze und des ventral übergebogenen, zweilappigen Deckels, in der Ontogenie aller drei Sarraceniaceen-Gattungen nachzuweisen. Dabei konnten die neu entdeckten Arten von *Heliamphora* mit berücksichtigt werden.

Die durchgehende Homologisierung wird aus Abb. 9 anschaulich.

Ihr entspricht auch das Laubblatt der von den Flacourtiaceen abgetrennten Dioncophyllaceen, wie kurz nachgewiesen wird.

Da diese morphologischen Folgerungen nicht ohne Einfluß auf die verwandtschaftlichen Zusammenhänge bleiben können, werden auch noch die *Blüten* all dieser Familien untersucht. Gemeinsam ist ihnen z. B. die Anordnung der Staubblätter in alternierenden Kreisen von wechselnder Zahl, die vorherrschende Fünfzähligkeit der Blütenhülle bei vorherrschender Dreizähligkeit des Fruchtknotens mit Neigung zu parietaler Plazentation der Samenanlagen.

Die Droseraceen zeichnen sich durch zarte Blüten mit geknickten und gegabelten Griffeln aus, wobei *Drosophyllum-Drosera* und *Dionaea-Aldrovanda* je ein Gattungspaar bilden. Demgegenüber weisen die Sarraceniaceen derbe, große Blüten mit auswärts überkippten Antheren auf, wobei *Heliamphora* die Blumenkrone vermissen läßt.

Die Nepenthaceen und Dioncophyllaceen vermitteln zwischen den beiden Gruppen.

Als möglicher Anschluß nach außen werden für die zartblütigen Sarraceniales die Cistaceen mit guten Gründen in Anspruch genommen, übereinstimmend mit älteren Auffassungen, für die derbblütigen dagegen neu die Passifloraceen.

Es handelt sich also um einen umfangreicheren Formenkreis, der aus einem gemeinsamen Merkmalsvorrat der Vergangenheit je mehrere Anteile in verschiedener Verbindung entnommen hat, wie es etwa die Abb. 13 darstellt.

Literatur.

In dem Buch von Lloyd sind die bis 1942 erschienenen Arbeiten aufgezählt; hier werden deshalb nur die neueren und diejenigen älteren aufgenommen, auf die im Text ausdrücklich hingewiesen worden ist.

Caspary, R.: Aldrovanda vesiculosa Monti. Bot. Ztg **17**, 117—123, 125—132, 133—139, 141—150 (1859). — Danser, B.: The Nepenthaceae of the Netherlands Indies. Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, III. s. **9**, 249—438 (1927). — Diels, L.: Droseraceae. In Engler, Das Pflanzenreich, Bd. 26. Leipzig 1906. — Byblidaceae. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 18a, S. 286 bis 288. 1930. — Roridulaceae. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 18a, S. 346—348. Leipzig 1930. — Cephalotaceae. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 18a, S. 71—74. Leipzig 1930. — Eichler, A.: Blütendiagramme, Bd. 2, S. 224—229. Leipzig 1878. — Gleason, H.: Sarraceniaceae in Botanical results of the Tyler-Duida-Expedition. Bull. Torrey bot. Club **58**, 366—368 (1931). — Heliamphora minor. In Gleason and Killip, The Flora of Mount Auyan-Tepui, Venezuela. Brittonia **3**, 164—165 (1939). — Goebel, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen, Teil 2, S. 57—214. Marburg 1891. — Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Teil 3, S. 1591—1595. Jena 1933. — Hamet, R.: Observations sur le genre Drosera. Bull. Soc. bot. France **54**, 26—38, 52—76 (1907). — Harms, H.: Sarraceniales. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 17b, S. 701—703. 1936. — Nepenthaceae. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 17b, S. 728—765. 1936. — Heide, F.: Observations on the corrugated rim of Nepenthes. Bot. Tidsskr. **30**, 133—147 (1910). — Korthals, P.: Over het geslacht Nepenthes. Verhandelingen over de natuurlijke geschiedenis der Nederlandsche overzeesche bezittingen, Botanie, Leiden 1839—1842. — Korzchinsky, S.: Über die Samen der Aldrovandia vesiculosa L. Bot. Cbl. **27**, 302—304, 334—335 (1886). — Kühl, R.: Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an der Insectivore Nepenthes. Beih. bot. Cbl., 1. Abt. **51**, 311—334 (1933). — Lloyd, F.: The Carnivorous Plants, S. 12—80, 99—105, 115—168. Waltham 1942. — Macfarlane, J.: Sarraceniaceae. In Engler, Das Pflanzenreich, Bd. 34. Leipzig 1908. — Nepenthaceae. In Engler, Das Pflanzenreich, Bd. 36. Leipzig 1908. — Cephalotaceae. In Engler, Das Pflanzenreich, Bd. 47. Leipzig 1911. — Metcalfe, C.: The anatomical structure of the Dioncophyllaceae in relation to the taxonomic affinities of the family. Kew Bull. **1951**, 351—368. — Nitschke, Th.: Morphologie des Blattes von Drosera rotundifolia L. Bot. Ztg **19**, 145—151 (1861). — Penzig, O.: Untersuchungen über Drosophyllum lusitanicum Link. Diss. Breslau 1877. — Roth, I.: Zur Entwicklungsgeschichte und Histogenese der Schlauchblätter von Nepenthes. Planta (Berl.) **42**, 177—208 (1953). — Entwicklungsgeschichtliche und histogenetische Studien an Sarracenia-Schlauchblättern. Planta (Berl.) **43**, 133—162 (1953). — Shaw, H.: On the Dioncophyllaceae, a remarkable

new family of flowering plants. Kew Bull. **1951**, 327—347. — Solms, H.: Besprechung einer Arbeit von E. Heinricher, Zur Biologie von Nepenthes. Bot. Ztg, 2. Abt., **65**, 1—11 (1907). — Sprague, T.: Dioncophyllum. Kew Bull. **1916**, 89—92. — Stern, K.: Beiträge zur Kenntnis der Nepenthaceen. Flora (Jena) **109**, 213—282 (1917). — Steyermark, J.: Heliamphora heterodoxa sp. nova. Fieldiana. Botany **28**, 239—242 (1945). — Troll, W.: Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta (Berl.) **17**, 153—314 (1932). — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. I/2, S. 1201 u. 1866—1897. Berlin 1939. — Uphof, J.: Sarraceniaceae. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 17b, S. 704—727. 1936. — Veitch, H.: Nepenthes. J. r. horticult. Soc. **1897** (1898), 226—262. — Warming, E., u. M. Möbius: Handbuch der systematischen Botanik, 4. Aufl., S. 352. Berlin 1929. — Wettstein, R. v.: Handbuch der systematischen Botanik, 4. Aufl., S. 712 u. 733. Wien 1935.

Prof. Dr. F. Markgraf, München 38,
Menzinger Str. 71.

Planta, Bd. 46, S. 447—466 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn.

EINIGE BEMERKUNGEN ZU DER CO_2-BESTIMMUNGSMETHODE NACH ÅLVIK.

Von

BURKHARD FRENZEL.

(Eingegangen am 27. September 1955.)

Befaßt man sich mit einer Problemstellung, die auf eine Erforschung der CO_2-Assimilation und der Respiration bestimmter Pflanzen unter Freilandverhältnissen abzielt, dann tritt unmittelbar als wichtigste Frage die nach den geeigneten Instrumenten hervor. Denn es hat sich gezeigt, daß anscheinend alle bisher bestehenden Methoden ihre besonderen Schwierigkeiten haben, die allerdings sehr unterschiedlich geartet sind, so daß man von Fall zu Fall entsprechende Verfahren auswählen muß. Ganz allgemein hat sich eine Entwicklung zu komplizierten Geräten angebahnt, um bündige Aussagen über den pflanzlichen CO_2-Umsatz machen zu können.

War die SACHSsche Blatthälftenmethode (SACHS, 1888), die beispielsweise noch KOSTYTSCHEW, KUDRIAWZEWA, MOISSEJEWA und SMIRNOWA (1926) benutzten, einfach zu handhaben, so lassen sich doch gegen dieses Verfahren so viele Bedenken erheben, daß man schon früh darauf bedacht war, gasanalytische Methoden heranzuziehen. Unter diesen scheinen die eudiometrischen die ersten gewesen zu sein, die darauf beruhen, daß aus einem bekannten Mischgasvolumen bestimmte Gase durch Absorption entfernt werden. Die Volumendifferenz ergibt die Menge des absorbierten Gases. BONNIER und MANGIN (1884) entwarfen einen solchen transportablen Apparat, der später von CURTEL (1890) und JUMELLE (1892) z. T. im Gelände benutzt wurde, während KOSTYTSCHEW (1921) und JACCARD (1933) auf dem gleichen Prinzip beruhende, aber sehr schwer transportable Instrumente anwandten, über die PALLADIN und KOSTYTSCHEW (1910) zusammenfassend berichteten. Bei all den erwähnten Verfahren zur eudiometrischen Gasanalyse ging man so vor, daß man die Pflanzen, deren Gaswechsel untersucht werden sollte, in völlig geschlossene Glaskuvetten brachte. Erst am Ende des Versuches wurde eine Gasprobe aus der Assimilations- oder Atmungskuvette entnommen und auf seine Zusammensetzung analysiert, nachdem schon vorher Blindproben auf ihren Gehalt an verschiedenen Gasen geprüft worden waren. Wie erwähnt, ließ sich noch der Apparat nach BONNIER und MANGIN (1884) ins Gelände transportieren, so daß man an Ort und Stelle die Gasanalysen durchführen konnte. Doch klagte bereits CURTEL (1890) über die Transportschwierigkeiten in nicht gut zugänglichen Gebieten. Die von KOSTYTSCHEW (1921) verwandte Apparatur nach POLOWZOW-RICHTER und die von JACCARD (1933) benutzte nach HALDANE sind jedoch so schwerfällig, daß man die Gasanalysen nur im Laboratorium durchführen konnte, wenn auch noch die Assimilation und Atmung der Pflanzen in

den erwähnten Glaskuvetten am Standort selbst vonstatten ging. Immer deutlicher machte sich hiermit eine Tendenz bemerkbar, die schon früher zu beobachten war und die auch heute noch durchklingt: die Abkehr der Ökologen vom Freiland ins Laboratorium.

Parallel zur Anwendung der erwähnten eudiometrischen Verfahren liefen Bestrebungen, zuverlässige Instrumente zu konstruieren, die die Veränderungen des CO_2-Gehaltes einer bestimmten Luftmenge schnell zu registrieren gestatteten und die doch leicht zu handhaben waren. So wandte OSTERHOUT (1918/19) als erster bei Landpflanzen die Farbindikatormethode an: Die in einem geschlossenen Luftstromkreis respirierende Pflanze verändert den CO_2-Gehalt des an ihr vorbeistreichenden Gasgemisches. Dieses Gasgemisch wird durch eine NaOH-Lösung geleitet, der ein Farbindikator zugesetzt ist. Die Geschwindigkeit, mit der ein bestimmter, vom Ausgangswert verschiedener Farbton erreicht wird, gilt als Maß für die vonstatten gehende Atmung der Pflanze. Diese Methode wurde von BOLAS (1926) verfeinert und u.a. von DENEKE (1931) bei seinen Untersuchungen über den Einfluß bewegter Luft auf die Kohlensäureassimilation angewandt.

Schon früh benutzte man elektrische Meßverfahren zur Registrierung des durch die Lebenstätigkeit der Pflanzen sich ändernden CO_2-Gehaltes der Luft. WALLER (1926) griff auf das Katharometer zurück: Dieses Instrument verwertet die Tatsache, daß ein stromdurchflossener Heizdraht seinen Widerstand infolge der ansteigenden Temperatur erhöht. Der Widerstand wird um so größer, je schlechter das umgebende Medium die Wärme ableitet. Der Wärmefluß zwischen dem Heizdraht und dem Außenmedium steht also in Abhängigkeit vom Wärmeleitvermögen der die Heizspirale umgebenden Luft. Da jedes Gas ein bestimmtes Wärmeleitvermögen hat, ändert sich der Wärmefluß und somit der Widerstand der Heizspirale durch Veränderungen in der Zusammensetzung eines bestimmten Gasvolumens, wie sie eine assimilierende Pflanze bewirkt. Die Widerstandsveränderungen sind das Maß für die Veränderungen im CO_2-Gehalt der Versuchsatmosphäre. Des gleichen Prinzips bediente sich AUFDEMGARTEN (1939 und 1939/40). Es versteht sich von selbst, daß dieses äußerst temperaturempfindliche Verfahren bisher nur im Laboratorium angewandt werden konnte.

Es fehlte jedoch auch nicht an Versuchen, Apparate zu konstruieren, die es gestatten sollten, im Freiland zuverlässige CO_2-Bestimmungen durchzuführen. Hierher ist sicher die Methode von LUNDEGÅRDH (1922) zu rechnen, die sich einer großen Beliebtheit erfreute (z. B. JOHANSSON, 1926; MAXIMOW und KRASSNOSSELSKY-MAXIMOW, 1928; YOSHII, 1928; BELJAKOFF, 1929, 1930). Diese Methode, die ziemlich schwerfällig ist und viel Raum verlangt, wurde im folgenden speziell für Untersuchungen im Freiland umkonstruiert (BOYSEN-JENSEN, 1928; KOSTYTSCHEW, BAZYRINA und TSCHESNOKOW, 1928; in gewissem Sinne auch BOONSTRA, 1930; HARDER, FILZER und LORENZ, 1932; GASSNER und GOEZE, 1932; BOSIAN, 1933/34; STÅLFELT, 1935; SCHEFFER, 1936). Diesen Verfahren ist gemeinsam, daß das Kohlendioxyd der Vergleichs- und der Versuchsluft in $Ba(OH)_2$ absorbiert und durch Titration bestimmt wird. Einen etwas anderen Weg gingen ZACHAROWA (1929) und GEIGER (1928), die das CO_2 der Versuchs- und der Vergleichsluft mit Natronkalk binden und die Veränderungen des CO_2-Gehaltes der über die Pflanzen strömenden Luft durch Wägungen der Natronkalkröhrchen ermitteln. Gegenüber den erstgenannten eudiometrischen, elektrischen und Farbindikatorverfahren haben die zuletzt erwähnten Methoden den großen Vorzug, daß bei ihnen während des Versuches ein Strom frischer Luft über die zu untersuchende Pflanze geleitet wird, so daß bei der Photosynthese nicht leicht ein CO_2-Mangel auftreten kann. Denn gerade die Abnahme des CO_2-Gehaltes während des Photosyntheseversuches

ist eine der größten Unzulänglichkeiten der früheren Methoden. Es wird hierauf später zurückzukommen sein.

Außerdem hatte man eine weitere Schwierigkeit erkannt, nämlich die Überhitzung der Kuvettenluft gegenüber der Außenluft, wodurch erhebliche Fehler auftraten; man sah sich daher gezwungen, die Assimilationskuvetten während des Versuches zu kühlen. Die Beeinträchtigungen, die die Pflanze durch CO_2-Mangel bei langsam an diesem Gas verarmender Versuchsluft erleidet, sowie die Schädigungen der Objekte durch Überhitzung in der Kuvette sind so ernst zu nehmen, daß fast alle späteren Methoden dieser Tatsache Rechnung trugen.

Die scheinbar stoßweise verlaufende Photosynthese unter Freilandbedingungen (im Gegensatz zu den Verhältnissen im Laboratorium) führte Holdheide, Huber und Stocker zur Ausarbeitung einer schnell arbeitenden Meßmethodik (1936), die sich der elektrischen Leitfähigkeit einer NaOH-Lösung bedient. Die elektrische Leitfähigkeit dieser Lösung ändert sich in dem Maße, wie die Lösung CO_2 absorbiert. Nachdem diese Methode eine ganze Reihe von Verbesserungen erfahren hat, zu denen nicht zuletzt eine elegante Wasserkühlung der Assimilationskuvette gehört (Eckardt, 1952), scheint dieses Instrument recht brauchbar zu arbeiten.

Unabhängig hiervon wurde von der Badischen Anilin- und Soda-Fabrik ein Gerät entwickelt, das die Ultrarotabsorption von Dipolgasen, in diesem Falle von CO_2, ausnutzt (Egle und Ernst, 1949). Schon früher hatte McAlister (1937) ein Instrument zur CO_2-Bestimmung konstruiert, das das gleiche Prinzip verwertet. Auch dieser Ultrarotabsorptionsschreiber (URAS) (Egle und Ernst, 1949) analysiert im wesentlichen die an der Pflanze vorbeistreichende Frischluft, und nur zu speziellen Fragestellungen wurde im geschlossenen Gasstromkreis gemessen (Egle und Schenk, 1952, 1953). Die mit dem URAS erhaltenen Kurven der CO_2-Assimilation sind, falls die Assimilationskuvette gekühlt wurde (Tranquillini, 1954), sehr glatt und entbehren der starken Zacken, die früher beobachtet wurden. Nur wenn man die Kühleinrichtungen der Kuvetten fortläßt (Huber und Polster, 1955), erhält man wieder die eigenartig zackigen Assimilationskurven.

Schließlich sei unter den für ökologische Untersuchungen anwendbaren CO_2-Meßgeräten nicht das Massenspektrometer nach Brown, Nier und V. Norman (1952) vergessen sowie das Differentialmanometerverfahren nach van der Paauw, bei dem bei der Photosynthese für eine kontinuierliche CO_2-Zufuhr und eine entsprechend ausreichende Wasserkühlung gesorgt wird (Ellee, 1939). Auch das radioaktive Kohlenstoffisotop C^{14} wurde jüngst in die ökologische Photosyntheseforschung eingeführt (Zalenskij, Voznesenskij, Ponomareva und Štanko, 1955; Semichatova und Štanko, 1955).

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß in der ökologischen Assimilations- und Respirationsforschung in zunehmendem Maße kompliziert gebaute Instrumente angewandt werden, um schnell und zuverlässig den Gang der Photosynthese oder der Atmung verfolgen zu können. Sie erfordern zu ihrer Wartung gut ausgebildete Beobachter. Alle diese Instrumente (mit Ausnahme der van der Paauwschen Apparatur) bedürfen eines hinreichend starken Luftstromes, um die Versuchsluft nicht an CO_2 zu stark verarmen zu lassen, sowie oft verwickelt gebauter Kühleinrichtungen, um Überhitzungen der Pflanzen zu vermeiden.

Es leuchtet daher ein, daß es zu begrüßen ist, wenn eine Methode ausgearbeitet wird, die es einem einzelnen Beobachter gestattet, bequem eine große Zahl vergleichender Photosynthese- oder Atmungsmessungen an den verschiedensten Standorten gleichzeitig durchzuführen.

ÅLVIK (1939) entwickelte ein solches Verfahren, das schnell seinen Einzug in die ökologische CO_2-Assimilationsforschung hielt (WALTER, 1944—1949; ZELLER, 1951; PAECH und SIMONIS, 1952; KRAUSE, 1953; LANGE, 1953; BUTIN, 1954; PISEK und TRANQUILLINI, 1954; FARKAS, 1954). Das Prinzip der sehr einfachen Methode besteht darin, daß der Kohlendioxydgehalt eines abgeschlossenen Luftvolumens im Gleichgewicht mit dem Kohlendioxyd einer stark verdünnten $NaHCO_3$-Lösung, und andererseits der CO_2-Gehalt dieser Lösung wiederum in Wechselwirkung mit den H-Ionen der $NaHCO_3$-Lösung steht. Man kann also aus dem p_H-Wert der Lösung den CO_2-Gehalt des mit dieser Lösung in Berührung gebrachten Luftvolumens bestimmen. Hierin ähnelt ÅLVIKS Verfahren dem von OSTERHOUT (1918/19), bei dem allerdings das CO_2 in einer NaOH-Lösung völlig absorbiert wurde.

Da ÅLVIKS Verfahren so viel einfacher als die meisten übrigen Methoden ist, muß man es einer besonders kritischen Prüfung unterziehen, bevor man es, wie ich ursprünglich geplant hatte, bei ökologischen Arbeiten anwendet.

Den Inhalt der folgenden Untersuchung kann man in folgende drei Fragenkreise gliedern:

1. Reicht die Versuchsanstellung von ÅLVIK wirklich aus, um aus dem p_H-Wert der Indikatorlösung den Gaswechsel einer über dieser Lösung befindlichen Pflanze zu berechnen?

2. Welche Gründe bestehen dafür, daß gemäß dieser Methode die Verarmung der Versuchsatmosphäre an CO_2 während des Experiments nicht verhindert zu werden braucht?

3. Wie wurde die in einem geschlossenen Glasgefäß zu erwartende starke Überhitzung hintangehalten, um die Pflanzen während der Photosynthese nicht zu beeinträchtigen?

ÅLVIK (1939) und mit ihm alle Autoren, die seine Methode anwandten, fußten direkt oder indirekt auf den grundlegenden Arbeiten von KAUKO (1934a und b) und CARLBERG (1936). Während KAUKO (1934a und b) den theoretischen Unterbau für seine späteren (u.a. 1935) sowie für CARLBERGS (1936) Arbeit schuf, war es CARLBERGS Aufgabe, die für das oben erwähnte p_H-Meßprinzip erforderlichen Formeln experimentell zu sichern und bestimmte Konstanten im Experiment zu ermitteln. CARLBERG löste diese Aufgabe vorbildlich und entwickelte die Formel: $0{,}94 \log P = a - p_H$, die die Beziehung zwischen dem CO_2-Partialdruck P über einer Lösung aus 0,001 n $NaHCO_3$ + 0,099 n KCl und

dem p_H-Wert dieser Lösung sowie einer temperaturabhängigen, experimentell bestimmten Konstanten a umgreift.

Carlberg ging so vor, daß er 15—20 cm³ des zu untersuchenden Gasgemisches bei einer bestimmten Temperatur 15—20 min lang (Carlberg 1936, S. 17) wiederholt durch die oben gekennzeichnete Lösung leitete. Diese Zeit war zur Einstellung eines Gleichgewichtes zwischen dem CO_2-Gehalt der Lösung und dem des Gasgemisches erforderlich. Danach wurde die p_H-Bestimmung mit einer Chinhydron- oder einer Glaselektrode vorgenommen. Bei einer solchen Versuchsanstellung erhielt Carlberg durchaus brauchbare Werte, d. h. er konnte aus dem p_H-Wert der Lösung (0,001 n $NaHCO_3$ + 0,099 n KCl) den CO_2-Gehalt des zu untersuchenden Gasgemisches nach der erwähnten Formel genau errechnen.

Carlbergs ziemlich umständliche Versuchsmethodik ließ sich jedoch nicht für Reihenuntersuchungen anwenden. Daher ersannen Kauko (1935), Kauko und Carlberg (1935), Sajaniemi (1936) sowie Kalle (1937) leichter zu handhabende Meßverfahren. Diesen Methoden ist gemeinsam, daß auch bei ihnen das Gasgemisch durch die Indikatorlösung geleitet wird, um ein genaues Einspielen des Gleichgewichtes zwischen dem Kohlendioxydgehalt der Lösung und dem der Versuchsluft zu gewährleisten. Außerdem verwandten die erwähnten Forscher die von Carlberg angegebene Lösung aus 0,001 n $NaHCO_3$ + 0,099 n KCl, um eine insgesamt 0,1 mol Lösung zu erhalten, wodurch der „Salzfehler" bei der kolorimetrischen und potentiometrischen p_H-Bestimmung eingeschränkt wird (Kauko, 1935; Sajaniemi, 1936). Nur Kalle (1937) benutzte bei CO_2-Konzentrationen um 0,03% eine Lösung aus 0,0002 n $NaHCO_3$ + 0,0998 n KCl. Jedoch liegen die mit dieser Methode gemessenen CO_2-Mengen unter denen, die mit einem der üblichen Baryt-Titrationsverfahren bestimmt wurden (Effenberger, 1950). Ist die Versuchsmethodik von Kauko sowie die von Kauko und Carlberg (1935) noch recht kompliziert — das zu untersuchende Gasgemisch wird zusammen mit der $NaHCO_3$ + KCl-Lösung durch feine Kapillaren an der Chinhydronelektrode vorbeigeleitet —, so dürfte das Verfahren von Sajaniemi (1936) leichter zu handhaben sein: Aus einem Kolben langsam ausfließendes Paraffinöl drückt die zu untersuchende Luft aus einem anderen Kolben durch die $NaHCO_3$ + KCl-Lösung. Nach 5—10 min langem Durchleiten des Gases hat sich das gewünschte Gleichgewicht eingestellt, und man kann den p_H-Wert der Lösung unmittelbar am Farbton des Indikators ablesen.

Zusammenfassend darf festgehalten werden, daß die erwähnte Formel von Carlberg (1936): $0{,}94 \log P = a - p_H$ für eine Lösung aus 0,001 n $NaHCO_3$ + 0,099 n KCl gilt und daß sie lediglich bei einem durch diese Lösung strömenden Gasgemisch ermittelt wurde.

Ålvik (1939) griff nun als erster auf dieses Verfahren zurück. Die Arbeiten von Kauko (1935), Kauko und Carlberg (1935), Sajaniemi (1936) und Kalle (1937) scheinen ihm entgangen zu sein, so daß er nicht deren ausführlich beschriebene Meßmethoden anwandte. Er gab vielmehr in einen 100—300 cm³ Rundkolben aus Jenaer Glas 1—2 ml der von Carlberg (1936) vorgeschriebenen Lösung, befestigte über der Lösung die auf ihren Gaswechsel zu untersuchenden Pflanzen und ließ die jetzt verschlossenen Kolben mehrere Stunden im Freien liegen. Ålvik vermied also das Durchleiten des Gasgemisches durch die Lösung, ohne geprüft zu haben, ob diese Versuchsanstellung überhaupt

zulässig sei. Alle Forscher, die sich später der Methode ÅLVIKs bedienten, machten den gleichen Schritt, der, wie unten gezeigt werden soll, falsch war. Zwar wandte ÅLVIK die von CARLBERG angegebene Lösung an, doch erwähnte er das nur einmal. Später sprach er lediglich von 0,001 n $NaHCO_3$-Lösung oder von Natriumbikarbonatlösung. Diese kleine Bequemlichkeit in der Schreibweise führte dazu, daß WALTER (1944—1949), ZELLER (1951), PAECH und SIMONIS (1952), KRAUSE (1953), BUTIN (1954) und FARKAS (1954) immer nur eine 0,001 n $NaHCO_3$-Lösung anwandten, ohne 0,099 n KCl zuzugeben, wodurch jedoch nachweislich der p_H-Wert verändert wird, wie man aus den Tabellen von CARLBERG (1936, S. 43—58) ersehen und wovon man sich selbst schnell überzeugen kann. PAECH und SIMONIS (1952) unterlief außerdem bei der Berechnung der Gewichtsmenge einer 0,001 n $NaHCO_3$-Lösung ein Fehler. FARKAS (1954) übernahm diesen Fehler und erhielt infolgedessen bei seinen Versuchen keine brauchbaren Ergebnisse[1].

ÅLVIK (1939) und die meisten der späteren Autoren hoben die große Empfindlichkeit der Methode bei kleinen Gasumsetzungen hervor. Die Ablesegenauigkeit schwankt etwas, doch wird sie meist mit insgesamt 0,025 p_H-Einheiten angegeben. Diese Angabe sagt jedoch nicht viel aus. Vielleicht ist es besser, hervorzuheben, daß diesen 0,025 p_H-Einheiten in dem bei der Assimilation leicht erreichbaren Bereich von p_H 8,4—8,5 (20° C) 0,009 mg CO_2 pro Liter Luft entspricht; im Bereich von p_H 7,4 bis 7,5, der während der Dunkelatmung bei gleicher Temperatur schnell erreicht werden kann, hingegen 0,137 mg CO_2 pro Liter Luft. Die Genauigkeit ist also keineswegs so groß, wie man aus der einfachen Angabe der p_H-Wert-Schätzgrenze vermuten könnte.

ÅLVIK, als der Begründer der vereinfachten Methode nach CARLBERG, scheint sich am besten der großen Schwierigkeiten seines Verfahrens bewußt gewesen zu sein. So schreibt er auf S. 18: Die Hauptfehler sind „Gaswechsel im geschlossenen Raum und der Wechsel der Kohlensäurekonzentration während des Versuches. Für die Atmung haben diese Umstände keine oder nur kleine Bedeutung (MÜLLER, 1924). Die Assimilation wird davon auch unbeeinflußt sein, wenn irgendein anderer begrenzender Faktor eingreift; und es ist nicht unmöglich, daß das Licht bei diesen Bilanzversuchen der wichtigste begrenzende Faktor

[1] Bedauerlicherweise scheint auch V. REITZENSTEIN (zitiert bei WALTER, 1944 bis 1949, und ZELLER, 1951) ein Fehler bei der Berechnung seiner Tabelle, die die Abhängigkeit des CO_2-Gehaltes einer 0,001 n $NaHCO_3$-Lösung von der Temperatur und vom p_H-Wert (mg CO_2 je Liter) (vgl. ZELLER, 1951, S. 503) darstellt, unterlaufen zu sein. Sehr wahrscheinlich enthält die Tabelle nicht die verschiedenen CO_2-Mengen in einem 1000 cm^3-Rundkolben, sondern die eines 600 cm^3-Kolbens. Dieser Rechen- oder Schreibfehler führte dazu, daß WALTER (1944—1949), ZELLER (1951), PAECH und SIMONIS (1952), KRAUSE (1953), BUTIN (1954) und FARKAS (1954) ebenfalls falsch berechnete CO_2-Mengen erhielten.

sein könne. Es ist daher möglich, daß Versuche im geschlossenen Raum bei verschiedener Kohlensäurespannung trotz dem genannten Fehler eine richtige Bestimmung der gesuchten Bilanz geben können." Leider hat Ålvik nicht nachgeprüft, ob das Licht tatsächlich bei seinen Versuchen der begrenzende Faktor war. Weiter schreibt der genannte Autor auf S. 20: „Die Zahlenangaben über Assimilation und Atmung haben übrigens der großen Fehlermöglichkeiten wegen keinen größeren Wert. Sie wurden berechnet, nur um das Verhalten zwischen Assimilation und Atmung in den einzelnen Versuchen kurz charakterisieren zu können. Ein Vergleich der Absolutwerte für verschiedene Versuche ist aber kaum zuläßlich." S. 51: „Die große Häufigkeit von negativer Wirkung auch bei verhältnismäßig starkem Licht mag, jedenfalls teilweise, die Folge einer langsamen p_H-Einstellung sein." Ålvik kontrollierte bisweilen die mit seiner Methode gewonnenen Ergebnisse mit Hilfe der Boysen Jensen-Methode (1928) und der etwas primitiv und ungenau gehandhabten Warburg-Methode und war zufrieden, wenn er generelle Übereinstimmungen zwischen den Angaben der einzelnen Methoden erhielt. Leider versäumte es Ålvik (1939), die drei Methoden exakt gegeneinander zu prüfen.

Es wurde oben gezeigt, welch geringes Gewicht Ålvik den mit seiner Methode gewonnenen Absolutwerten beimaß. Ähnliches stellten auch einige Forscher fest, die sich später dieser Methode bedienten. Doch bestimmen sie alle die umgesetzte CO_2-Menge in mg, berechnet auf verschiedene Bezugsgrößen, d.h. es werden durchaus Absolutwerte bestimmt und miteinander verglichen, ein nach Ålviks eigenen Aussagen „kaum zuläßliches" Verfahren.

Bevor mir die Ålviksche Originalarbeit bekannt wurde, unterzog ich die später von Zeller (1951) ausführlich dargestellte Methode einer Prüfung, allerdings unter Anwendung der von Carlberg angegebenen Lösung. Doch wurden immer Vergleichsuntersuchungen mit der von Zeller (1951) benutzten einfachen 0,001 n $NaHCO_3$-Lösung ausgeführt. In den folgenden Darstellungen werden jeweils nur einige repräsentative Beispiele aus einer großen Zahl von Einzelversuchen dargestellt.

Ålvik (1939), Walter (1944—1949), Zeller (1951), Lange (1953) und Butin (1954) weisen darauf hin, daß die von ihnen angewandte Methode ihre Hauptstärke bei kleinen CO_2-Umsätzen aufweise, bei größeren CO_2-Veränderungen werde sie ungenau. Da man von vornherein die jeweilige Größe des CO_2-Umsatzes nicht kennen kann, muß man bei Assimilationsversuchen die günstigste Blattfläche bei der gegebenen Temperatur ermitteln. In den folgenden Beispielen wurden Blattpaare von *Lonicera pileata* verwandt. Die Größe der zu vergleichenden Blattfläche läßt sich bei diesem Objekt bequem durch Variationen in der Zahl der Blattpaare verändern. Die Versuche wurden in einem

Kellerraum des Botanischen Instituts bei 18—20° C durchgeführt. Die Lichtintensität betrug 3000 Lux, gemessen mit einem Luxmeter nach Dr. B. LANGE. Als Lichtquelle wurden 9 Phillips-Warmton-Leuchtröhren verwandt. Die abgeschnittenen Versuchsobjekte (Mitte September) standen jeweils eine Nacht lang in Wasser im gleichen Keller, um sich an die Bedingungen zu gewöhnen. Bei Versuchsbeginn wurden sie in die Kolben gebracht, indem ihre mit feuchtem Filtrierpapier umwickelten Schnittstellen an einen Glasstab gebunden wurden, der den Gummistopfen des Kolbens durchragte. Die Kolben hatten eine Nacht lang offen im Keller gelegen, so daß sich der CO_2-Gehalt ihrer Indikatorlösung mit dem der Luft ins Gleichgewicht setzen konnte. Die Kolben faßten zunächst 1000 cm³, nicht wie bei ZELLER (1951) 575 cm³. Später wurden auch 575 cm³-Rundkolben angewandt. Die Versuche liefen 6—7 Stunden. In Tabelle 1 sind Beispiele der so erhaltenen Ergebnisse aufgeführt.

Tabelle 1. *Von Blättern von Lonicera pileata scheinbar assimilierte Menge CO_2 in mg CO_2 pro cm² und Stunde (11. 9. und 14. 9. 1953).*

Blattfläche cm²	Assimilierte Menge CO_2	Blattfläche cm²	Assimilierte Menge CO_2
0,86	0,022	4,98	0,006
1,15	0,006	5,22	0,012
1,49	0,001	7,09	0,004
1,61	0,001	8,98	0,004
2,90	0,018	9,52	0,006
4,48	0,018	11,11	0,004

Wie man sieht, streuen die Werte stark und weisen keine Gesetzmäßigkeit auf, so daß es nicht gelingt, die für spätere Versuche günstigste Blattfläche zu finden.

Tabelle 2. *Von Blättern von Lonicera pileata scheinbar assimilierte Menge CO_2 in geschüttelten und nicht geschüttelten Kolben (der Versuch lief 6 Stunden lang, 11. 9. 53).*

Art des Versuches	Blattfläche cm²	Assimilierte Menge CO_2 in mg CO_2/cm² h
geschüttelt .	1,61	0,001
ungeschüttelt	1,49	0,001
geschüttelt .	5,22	0,012
ungeschüttelt	4,48	0,018
geschüttelt .	11,11	0,004
ungeschüttelt	9,52	0,006

Um die Frage zu klären, ob sich bei ruhender Versuchsluft und ruhender Indikatorlösung das Gleichgewicht zwischen dem CO_2-Gehalt der Luft und dem der Lösung etwa nicht schnell genug einstellt, ließ ich jeweils zwei Versuche nebeneinanderlaufen: Die Objekte des einen Versuches wurden mit ihren Kolben alle 5 min geschüttelt; die Objekte des anderen Versuches, die möglichst die gleiche Blattfläche aufwiesen, wurden nicht geschüttelt. Die übrige Versuchsanstellung war die gleiche, wie in den eben beschriebenen Experimenten (Tabelle 2).

Es ist kein eindeutiger Unterschied zwischen geschüttelten und ungeschüttelten Kolben festzustellen, d. h. entweder reicht das Schütteln nicht aus, um das CO_2-Gleichgewicht zwischen dem Luftvolumen und der Indikatorlösung herzustellen, oder aber das Gleichgewicht

wird auch bei ruhenden Kolben schnell erreicht, und die geringe assimilierte Menge CO_2 findet vielleicht ihre Erklärung in der relativ späten Jahreszeit und den besonderen Versuchsbedingungen.

Um diese Frage beantworten zu können, war es wichtig, einen Vergleich zwischen den Angaben der Indikatormethode und einer Standardmethode durchzuführen. Als Standardmethode wählte ich die nach Boysen Jensen (1928), die sich so vielfach bewährt hat. Ich baute die Apparatur den Angaben des erwähnten Autors entsprechend und führte die Titrationen gemäß seinen Hinweisen aus, so daß es sich erübrigt, genauer auf die Methodik einzugehen. Die Indikatorversuche

Tabelle 3. *Assimilationsversuche mit Blättern verschiedener Pflanzen. — Vergleich dreier Methoden.*

Datum	Pflanzenart	Fehler der Titrationen	Assimilierte Menge CO_2 (mg/cm² h) bei		
			Boysen-Jensen-Methode	$NaHCO_3$	$NaHCO_3$ + KCl
8. 9. 53	*Carpinus Bet.*	1,5	0,21	0,0100	0,0158
9. 9. 53	*Carpinus Bet.*	0,8	0,057	0,0013	0,0023
9. 9. 53	*Lonicera pil.*	0,3	0,37	0,0277	0,0421
9. 9. 53	*Lonicera pil.*	0,0	0,58	0,0108	0,0175
10. 9. 53	*Forsythia sp.*	0,5	0,45	0,0163	0,0248
10. 9. 53	*Forsythia sp.*	1,0	0,11	0,0068	0,0104

wurden wie die schon beschriebenen gehandhabt. Der geschlossene Rundkolben des Indikatorversuches und die meist leicht trichterförmigen Assimilationskuvetten der Boysen Jensen-Apparatur lagen genau nebeneinander, um den Pflanzen gleiche Lichtintensitäten zuführen zu können. Es wurden bei der Boysen Jensen-Methode nur Versuche verwandt, bei denen der Fehler zwischen den drei Kontroll-Titrationen kleiner als 1,5% war. In der folgenden Tabelle 3 sind wieder nur einige der zahlreichen Versuche herausgegriffen. Gleichzeitig sei ein Vergleich einiger Werte der Indikatormethode durchgeführt, die einerseits mit 0,001 n $NaHCO_3$, andererseits mit 0,001 n $NaHCO_3$ + 0,099 n KCl als Indikatorflüssigkeiten gewonnen wurden. Es ist dabei zu bemerken, daß es sich um jeweils zwei Versuchsreihen handelt, die zur gleichen Zeit und unter gleichen Umweltverhältnissen stattfanden (Tabelle 3).

Tabelle 3 enthält einen ziemlich bedeutenden Unterschied zwischen den Angaben der Boysen Jensen-Methode, bei der an den Versuchsblättern in 30 min 8 Liter Luft vorbeigesaugt wurden, und den Angaben der Indikatormethode, ein Unterschied, der mir auch von Herrn Professor Pisek in einem Brief freundlicherweise bestätigt wurde. Er fand ebenfalls große Differenzen zwischen den beiden Methoden (Mitteilung vom 2. 9. 1955). Die mit der Ålvikschen Methode gewonnenen

Werte entsprechen also in keiner Weise den Ergebnissen, die man mit einer der üblichen und sehr bewährten CO_2-Bestimmungsmethoden erzielt.

Um nachzuprüfen, ob sich die in Tabelle 3 enthaltenen Differenzen zwischen den Resultaten der Indikatormethode einerseits und einer der üblichen Standardmethoden andererseits jederzeit reproduzieren lassen, verglich ich die Atmungswerte quellender und keimender Weizenkörner im WARBURG-Apparat [„direkte Methode der CO_2-Bestimmung" (UMBREIT, BURRIS, STAUFER, 1949)] mit gleichgearteten Versuchen nach der ÅLVIKschen Methode. Die ÅLVIK-Kolben befanden sich während des Versuches in einem Ultrathermostaten nach HÖPPLER. Es wurden bei allen Versuchen jeweils 20 Weizenkörner verwandt, die eine Nacht lang bei 20° C angequollen waren. Die Versuche wurden sowohl im WARBURG-Apparat als auch im HÖPPLER-Thermostaten bei 20° C durchgeführt. Es seien wieder nur einige bezeichnende Werte gegenübergestellt (Tabelle 4).

Tabelle 4. *In 2 Stunden ausgeatmete Menge CO_2 von je 20 Weizenkörnern, umgerechnet auf 100 Körner in einer Stunde, 20° C, dargestellt in mg CO_2/h.*

Datum	WARBURG-Methode	Indikatormethode ($NaHCO_3$ + KCl)
29. 10. 54	1,13	0,109
30. 10. 54	0,93	0,142
17. 11. 54	1,61	0,110
30. 11. 54	0,74	0,044
1. 2. 55	0,83	0,035
15. 3. 55	0,26	0,180
21. 3. 55	0,25	0,045

Die starken Schwankungen der ausgeatmeten CO_2-Mengen im WARBURG-Apparat erklären sich durch verschiedenes Samenmaterial, das während der zahlreichen Versuche verwandt werden mußte. Diese Erklärungsmöglichkeit scheidet aber für die wiederum ganz erheblichen Differenzen zwischen den gleichzeitig durchgeführten Versuchen der WARBURG-Methode und der Indikatormethode aus, da immer gleiches Samenmaterial, das einer gleichen Vorbehandlung unterworfen worden war, für die Vergleiche herangezogen wurde. Die entsprechenden Versuche an keimenden Früchten und Samen mit der BOYSEN JENSEN-Methode und der Indikatormethode zeitigten die gleichen Ergebnisse. Daher sehe ich von einer Wiedergabe dieser Werte hier ab.

Man kann also festhalten, daß der scheinbare CO_2-Umsatz verschiedener Versuchsobjekte, bestimmt nach der ÅLVIKschen Methode, sowohl bei der CO_2-Assimilation als auch der Respiration um ein Vielfaches geringer ist als der Umsatz, den man an gleich angezogenem Pflanzenmaterial bei Anwendung der BOYSEN JENSEN-Methode oder der WARBURG-Methode beobachtet. Ferner zeigt es sich abermals, wie das schon CARLBERG (1936, S. 43—58) feststellte, daß ein Weglassen des KCl aus der Indikatorlösung die Farbwerte der Lösung und damit die angezeigten CO_2-Mengen verändert.

Der Grund für die geringen Werte des CO_2-Umsatzes, bestimmt nach der Ålvikschen Methode, wurde jedoch auch aus den geschilderten Versuchen nicht ersichtlich. Daher war es wichtig, das die Pflanze umgebende Gasvolumen in kleinen Blasen durch die Indikatorlösung zu leiten, um eine Antwort auf die Frage zu erhalten, ob die Pflanzen bei der Ålvik-Methode etwa geschädigt werden, oder ob die Diskrepanzen nur dadurch auftreten, daß sich ein Gleichgewicht zwischen dem CO_2-Gehalt der Versuchsluft und dem der Indikatorlösung bei der Ålvikschen Versuchsanstellung nicht rasch genug einstellt. Aus diesem Grunde wurde so verfahren, daß 20 wie üblich behandelte Weizenkörner, in einem Drahtnetz aufgehängt, in einem Rundkolben atmeten. Nach Ablauf der Versuchszeit wurden die Körner schnell aus dem Kolben genommen und in diesen langsam Wasser eingeleitet. Das Wasser drückte die Versuchsluft aus dem Kolben durch einen Stutzen in die in einem Reagenzglas gegen die Außenluft sorgfältig abgeschlossene Indikatorlösung, durch die sie langsam hindurchperlte. Die Versuchsluft wurde oberhalb der Indikatorlösung von einer Saugflasche, aus der Wasser ausfloß, wieder abgesaugt. Schon vor Einhängen der Körner in den Versuchskolben war mit dem gleichen Verfahren der Ausgangs-CO_2-Gehalt der Versuchsluft bestimmt worden. Parallel zu diesem Versuch lief wieder ein Warburg-Versuch (Tabelle 5).

Tabelle 5. *Vergleich zwischen den nach der ursprünglichen Methode von* Carlberg *(1936) gewonnenen und den in der* Warburg*-Apparatur gemessenen CO_2-Mengen. 20 Weizenkörner atmeten in den Versuchsgefäßen zwei Stunden lang. Berechnet auf mg CO_2 von 100 Körnern in einer Stunde.*

Datum	Warburg-Methode	Carlberg-Methode
23. 3. 55	0,28	0,32
24. 3. 55	0,37	0,29
28. 3. 55	0,22	0,20
29. 3. 55	0,27	0,29

Ich führte diese Versuche noch ohne Kenntnis der Bemühungen Sajaniemis (1936), eine brauchbare Apparatur für die CO_2-Bestimmung nach Carlberg und Kauko zu gewinnen, durch. Gegen mein Verfahren, die Versuchsluft durch einströmendes Wasser durch die Indikatorlösung zu treiben, lassen sich gewisse Einwände erheben. Daher ist es zu begrüßen, daß Sajaniemi (1936) eine ähnliche Vorrichtung entwickelte, in der nicht Wasser, sondern Paraffinöl, das CO_2 weder bindet noch abgibt, die Versuchsluft durch die Indikatorlösung drückte, wie oben beschrieben wurde. Dieses Verfahren beruht auf Kaukos Meßmethode (1935) und gestattet es, den CO_2-Gehalt der Luft nach folgender Formel richtig zu berechnen: $\log P = C - p_H$. Hierin ist P der CO_2-Partialdruck und C eine temperaturabhängige Größe, die andere Werte hat als die Größe a der oben erwähnten grundlegenden Formel Carlbergs. Die Formel von Sajaniemi (1936) entspricht der bei Carlberg (1936, S. 76) mitgeteilten Formel, bei der der CO_2-Partialdruck

in atm gemessen wurde. CARLBERG entwickelte die bekannte Formel $0{,}94 \log P = a - p_H$ auf Grund einer Umrechnung des CO_2-Partialdruckes in mm Hg-Säule aus dieser einfachen Formel.

Wir stellen fest, daß die zu untersuchende Versuchsluft unbedingt durch das Indikatorgemisch geleitet werden muß. Einfache Diffusion des CO_2 der Versuchsluft in die Indikatorflüssigkeit und umgekehrt bei ruhender oder geschüttelter Lösung reicht jedenfalls nicht aus, um das erforderliche Gleichgewicht herzustellen, da die Oberflächenentwicklung der Grenze Gas:Flüssigkeit zu gering ist. Es war demnach ein verhängnisvoller Fehler ÅLVIKs, das Gas nicht durch die Indikatorflüssigkeit zu leiten. Das Gesagte rückblickend betrachtend, erscheint es auch eigenartig, daß CARLBERG ein sehr kleines Gasvolumen (15—20 cm^3), das in seiner Zusammensetzung konstant war, 15—20 min lang durch die Indikatorflüssigkeit perlen lassen mußte, um ein vollständiges Gleichgewicht zwischen dem CO_2-Gehalt der Luft und der Indikatorlösung zu erlangen, während ÅLVIK und die späteren Forscher nicht nur auf dieses Durchperlen verzichteten, sondern auch ein viel ungünstigeres Mengenverhältnis Gas:Indikator und eine sich ständig in ihrer Zusammensetzung verändernde Versuchsatmosphäre verwenden zu können glaubten.

Die eingangs gestellte erste Frage muß also leider dahingehend beantwortet werden, daß die Versuchsanstellung von ÅLVIK unzureichend ist, so daß aus dem p_H-Wert der Indikatorlösung der Gaswechsel einer über dieser Lösung befindlichen Pflanze nicht berechnet werden kann.

Man könnte vielleicht meinen, daß sich demgegenüber wenigstens die Versuchsmethodik von SAJANIEMI (1936) auf die pflanzenökologische Assimilations- und Atmungsforschung anwenden ließe, wobei die Pflanzen in geschlossenen Rundkolben assimilieren oder atmen, nach Abschluß des Versuches aber die Luft mit Hilfe der Indikatormethode nach SAJANIEMI auf ihren CO_2-Gehalt analysiert werden müßte.

In diesem Falle, wie auch bei den bereits mit der ÅLVIKschen Methode durchgeführten Versuchen in abgeschlossenen Kolben, ist jedoch bei CO_2-Assimilationsuntersuchungen die Verarmung der Versuchsluft an Kohlendioxyd nicht zu übersehen.

CARTELLIERI (1936) weist beispielsweise besonders darauf hin, daß seine Versuchspflanzen aus dem an ihnen vorbeigeleiteten Luftstrom nicht mehr als 25% des ursprünglichen CO_2-Gehaltes entnehmen dürfen, damit nicht während des Versuches der CO_2-Gehalt zum begrenzenden Faktor wird. Ähnlich äußerten sich GASSNER und GOEZE (1932), die die Strömungsgeschwindigkeit der Luft in ihren Experimenten so regulierten, daß nach dem Versuch noch $^3/_4$ bis $^2/_3$ der ursprünglichen CO_2-Menge in der zu analysierenden Versuchsluft vorhanden sind. Indem die beiden erwähnten Autoren frühere Arbeiten anderer Forscher zur

CO_2-Assimilation besprechen, schreiben sie auf S. 420 ihrer oben zitierten Abhandlung: „Die Arbeiten dieser und anderer Autoren zeigen gleichzeitig allerdings auch, daß der geringe CO_2-Gehalt als begrenzender Faktor auftritt, vor allem dann, wenn nicht durch eine ausreichende Luftgeschwindigkeit immer neue Kohlensäuremengen an die assimilierenden Blätter herangebracht werden." Von gleichen Gedankengängen ausgehend, saugten Maximow und Krassnosselsky-Maximow (1928) 42 l Luft/h durch die von ihnen verwandten Assimilationskuvetten, was etwa 20 vollständigen Luftwechseln pro Minute entsprach. Zacharowa (1929) verwandte nur 6 l Luft/h; Schanderl (1930) 80 bis 100 l Luft/h; Kurbatov und Leonov (1931) saugten 2—2,5 l Luft in 50 min durch die Kuvetten, wodurch innerhalb von 2 min die Luft des Rezipienten vollständig erneuert wurde; Egle und Schenk (1951) wandten bis zu 30 l Luft/h an; Eckardt (1952) 40 l Luft/h und Tranquillini (1954) 24 l Luft/h.

Hieraus, besonders aber aus der oben zitierten Äußerung von Gassner und Goeze (1932) geht die Bedeutung eines raschen Luftwechsels, d. h. einer guten CO_2-Versorgung, für die Photosynthese der Pflanzen deutlich hervor. Außerdem gibt es aber noch einige Arbeiten, in denen auf Grund der Registrierungen gut arbeitender Standardinstrumente der CO_2-Umsatz der Pflanzen bei geschlossenem Gasstromkreis ausführlich bearbeitet wurde.

Thomas, Hendricks und Hill untersuchten 1944 das Gleichgewicht zwischen Photosynthese und Respiration im geschlossenen Gasstromkreis über verschiedenen Pflanzen, die in einem großen Rezipienten wuchsen. Der CO_2-Gehalt der Versuchsluft wurde laufend mit Hilfe der elektrischen Leitfähigkeitsmethode vollautomatisch registriert (vgl. Thomas und Hill, 1937). Hierbei stellte sich heraus, daß schon zwei Stunden nach einsetzender Belichtung der CO_2-Gehalt der Versuchsluft infolge der einsetzenden Photosynthese der Pflanzen auf einen überaus geringen Wert gefallen war und sich während des ganzen Tages auf diesem Wert mehr oder weniger konstant erhielt, d. h. es war schon zwei Stunden nach Versuchsbeginn im geschlossenen Gasstromkreis keine apparente Assimilation mehr feststellbar. Ähnliches beobachteten Egle und Schenk (1952, 1953). Sie führten ihre Untersuchungen mit dem URAS bei geschlossenem Gasstromkreis durch. In Abhängigkeit von der Belichtungsintensität und der Durchströmungsgeschwindigkeit des Gases stellten sich verschieden hoch gelegene Gleichgewichtslagen zwischen Photosynthese und Respiration in ein bis sechs Stunden nach Versuchsbeginn ein. Nach Erreichen der Gleichgewichtslage änderte sich der CO_2-Gehalt der Versuchsluft nicht mehr, eine apparente Assimilation war infolgedessen auch hier nicht festzustellen.

Diese kurzen Hinweise mögen, da sie eindeutig sind, genügen, um die Antwort auf die zweite, eingangs gestellte Frage zu formulieren: In einem geschlossenen Gasstromkreis, d. h. in einer sich nicht ständig erneuernden Atmosphäre sinkt mindestens die apparente Assimilation grüner Pflanzen auf Werte ab, die in der freien Natur unter gleichen Beleuchtungs- und Temperaturverhältnissen niemals erreicht werden, d.h. die bei diesen Versuchen gewonnenen Ergebnisse sagen ökologisch nichts aus. Man könnte vermuten, daß das Natriumbicarbonat der Indikatormethode die Pflanzen ausreichend mit CO_2 während des Versuches versorgt, doch geht aus dem oben Dargelegten hervor, daß das keineswegs der Fall ist. Lediglich dann, wenn man ganz kleine Gasvolumina anwendet, die eine große Berührungsfläche mit der Bicarbonatlösung haben, und wenn man die Versuchspflanze unmittelbar über die Bicarbonatlösung bringt, scheint ein ausreichender CO_2-Austausch stattzufinden (ELLEE, 1939; vielleicht auch LANGE, 1953), der es gestattet, von den im Versuch beobachteten CO_2-Umsetzungen der Pflanze auf die natürlichen Verhältnisse zu schließen.

Die zweite der anfangs gestellten Fragen muß also auch dahingehend beantwortet werden, daß es unstatthaft ist, in der ÅLVIKschen Versuchsanordnung eine ausreichende CO_2-Zufuhr zu vernachlässigen, da durch die Verarmung der Versuchsluft an CO_2 bei dieser Methode Verhältnisse geschaffen werden, die denen der Umwelt nicht im geringsten entsprechen.

Schließlich muß noch die letzte Frage, nämlich die nach der Überhitzung der Luft in den geschlossenen Kolben bei Sonnenbestrahlung, beantwortet werden.

CURTEL (1890) beobachtete, daß in den hellen Sommernächten auf dem Dovremassiv (Norwegen) die Luft der ungekühlten Assimilationskuvetten etwa 4° C wärmer war als die umgebende Luft, d.h. selbst bei dieser schwachen Lichtintensität war eine deutliche Treibhauswirkung im geschlossenen Glaskolben zu bemerken, eine keineswegs zu vernachlässigende Tatsache. DE LONG, BEAUMONT und WILLAMAN (1930) fanden, daß die relativ geringe Temperaturerhöhung von —2° C auf + 6° C eine um mehr als das 15fache gesteigerte Atmungsintensität bei Apfelzweigen hervorrief. Diese Beobachtung ist recht beachtlich, da Temperaturveränderungen von 8° C im geschlossenen Kolben auch im Winter keine Seltenheiten sind, berichtet doch ZELLER (1951) recht oft über solche Temperaturschwankungen im geschlossenen Kolben. Am eingehendsten befaßte sich BOSIAN (1933—1934) mit der Frage der Übertemperierung der Kuvettenluft. Er erkannte in dieser Überhitzung die größte Fehlerquelle bei den ökologischen Photosynthese- und Atmungsversuchen. Daher war er stets bemüht, diese Überhitzung zu

vermeiden. Tatsächlich verändert die Temperatur die Lage des CO_2-Kompensationspunktes wesentlich (Egle und Schenk, 1953), so daß man strikte Isothermie zwischen Kuvetten- und Außenluft bei ökologischen Versuchen anstreben muß, um Hinweise auf den Gaswechsel der Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen zu erhalten. Daß diese Forderung nur schwer zu erfüllen ist, wird an den Versuchen von Harder, Filzer und Lorenz (1932) ersichtlich, die trotz größter Mühen eine Überhitzung der Kuvettenluft um 10° C nicht verhindern konnten. Jedoch arbeiteten die erwähnten Autoren unter ganz besonders extremen Verhältnissen. Aber auch Beljakoff (1930) konnte bei seinen Laboratoriumsversuchen trotz starker Wasserkühlung der Assimilationskuvetten eine Übertemperierung von 1—2° C nicht verhindern. Die Temperatur der Versuchsluft war von der Blattfarbe abhängig. Schließlich mußte Wager (1941), obwohl er die Rezipienten bei seinen Versuchen in Grönland mit Wasser kühlte, eine Übertemperierung der Kuvettenluft von 3—4° C, hervorgerufen durch hellstes Sonnenlicht, in Kauf nehmen. Diese Schwierigkeiten führten zur Konstruktion immer feinerer und wirkungsvollerer Kühleinrichtungen, die hier im einzelnen nicht aufgezählt sein sollen. Im wesentlichen wurden zwei Wege eingeschlagen: Entweder griff man zur Wasserkühlung der Assimilationskuvette; diese Kühlung wurde so gut ausgebaut, daß Eckardt (1952, 1953) selbst unter extremen Verhältnissen sehr schöne Assimilationskurven erzielen konnte. Oder man verwandte Wärmefiltergläser (Tranquillini, 1954) und kam zu den gleichen Ergebnissen, die gerade im Kontrast zu den Registrierungen des CO_2-Umsatzes durch den URAS bei ungekühlten Kuvetten (Huber und Polster, 1955) die Notwendigkeit einer guten Wärmeschutzvorrichtung zeigen, falls ökologisch richtige Werte gewonnen werden sollen. Es ist zu bemerken, daß diese Kühleinrichtungen bei CO_2-Bestimmungsmethoden angewandt wurden, bei denen die Versuchsobjekte in einem kontinuierlich verlaufenden Strom frischer Luft assimilierten oder auf ihre Dunkelatmung geprüft wurden.

Diese Kühlvorrichtungen müssen weitaus umfangreicher und wirkungsvoller sein, falls in einem geschlossenen Glaskolben ein Kleinklima erhalten bleiben soll, das dem der Umwelt gleicht oder doch mindestens ähnelt. Denn, wenn Tranquillini (1954) in einer luftdurchströmten, nicht gekühlten Kuvette an einem alpinen Standort bisweilen 25° C Übertemperierung, im Mittel aber 12° C Überhitzung feststellte, dann ist in einem geschlossenen Kolben eine noch viel stärkere Überhitzung zu erwarten. Tatsächlich wurden solche abnormalen Mikroklimate in den Kolben der Indikatormethode beobachtet. So schreibt Butin (1954) auf S. 485: „Bei direkter Sonneneinstrahlung wurde das Assimilationsgefäß aber so stark erwärmt, (bis 10° C über Außen-

temperatur), daß unter diesen Bedingungen kein den wirklichen Verhältnissen entsprechendes Bild zu erwarten war. Wir haben uns deshalb darauf beschränkt, nur für den Zeitpunkt der Kompensation des Gaswechsels einen Anhaltspunkt zu gewinnen." Kann man jedoch das letztgenannte Ziel erreichen, wenn die Verhältnisse im Kolben völlig unnatürlich sind?

ZELLER (1951) und KRAUSE (1953) bedeckten die Versuchskolben meist mit Schnee in der Hoffnung, daß dadurch die Überhitzung der Versuchsluft verhindert oder doch wenigstens eingeschränkt würde. SAUBERER (1938) und GEIGER (1950, S. 177, 178) stellten jedoch fest, daß eine dünne Schneedecke keineswegs immer abkühlend wirkt. Denn infolge der Erwärmung tagsüber kann eine relativ dünne Schneedecke leicht zusammensintern und dann genau wie eine Glasscheibe wirken, so daß in diesem Falle unter dem Schneefenster recht hohe Temperaturen entstehen können. Man möchte meinen, daß in ZELLERS Versuchen diese Überhitzung ausgeschlossen war, da die Temperaturen der Versuchsluft bisweilen innerhalb des Temperaturschwankungsbereichs der 400 m vom Versuchsort entfernten meteorologischen Station gelegen war. Es fällt jedoch sehr oft auf, daß die Versuchsluft im Mittel wärmer war als die Luft an der meteorologischen Station. Außerdem kann man nicht das Kleinklima eines Ortes mit dem eines anderen gleichsetzen, der 400 m entfernt ist. Das Kleinklima (in diesem Falle das von praktisch 500 cm^3 Luft in der Nähe einiger Blätter) ändert sich so stark von Dezimeter zu Dezimeter, daß dieser Vergleich kaum zulässig ist.

Auch die dritte eingangs gestellte Frage ist demnach negativ zu beantworten: Die Vorkehrungen, die teilweise getroffen wurden, um eine Überhitzung der Versuchsluft in den geschlossenen Kolben der ÅLVIK-Methode zu vermeiden, reichen nicht aus, um dieses unumgänglich notwendige Ziel zu erreichen.

Abschließend muß bedauernd festgestellt werden, daß die von ÅLVIK in die ökologische Assimilations- und Respirationsforschung eingeführte Indikatormethode in dieser oder in einer abgeänderten Form für die Beobachtungen der Photosynthese der Pflanzen völlig unbrauchbar ist. Vielleich kann man sie bedingt für Untersuchungen über die nächtliche Respiration der Pflanzen am natürlichen Standort verwenden. Voraussetzung dafür ist aber, daß die p_H-Bestimmungsmethoden nach KAUKO (1935), KAUKO und CARLBERG (1935) oder nach SAJANIEMI (1936) verwandt werden und daß Vorkehrungen gegen die morgendliche Belichtung der Kolben getroffen werden. Allerdings möge man auch hier noch immer bedenken, daß das nächtliche Mikroklima einer geschlossenen Glaskugel keineswegs mit dem der freien Umgebung in allen Fällen unmittelbar zu vergleichen ist. Es dürfte in jedem Falle besser sein, zu den anderen, bewährten CO_2-Bestimmungsmethoden zurückzugreifen.

Zusammenfassung.

Die von Ålvik (1939) in die pflanzenökologische Forschung eingeführte CO_2-Bestimmungsmethode, bei der im Prinzip die p_H-Veränderungen einer Indikatorlösung den Wechsel im CO_2-Gehalt der mit dieser Lösung in Berührung stehenden Versuchsluft anzeigen sollen, wurde einer Überprüfung auf ihre Zuverlässigkeit unterzogen. Es zeigte sich, daß gegen Ålviks Versuchsanstellung drei schwerwiegende Bedenken erhoben werden müssen:

1. Wie ursprünglich Kauko (1935), Kauko und Carlberg (1935), Sajaniemi (1936) und Kalle (1937) feststellten, muß das zu untersuchende Gasgemisch mehrere Minuten lang durch die Indikatorlösung geleitet werden, um ein sicheres Einspielen des Gleichgewichtes zwischen dem CO_2-Gehalt der Luft und dem der Indikatorlösung zu ermöglichen. Die Indikatormethode versagt völlig, wenn man auf das Durchleiten des Gases durch die Lösung verzichtet, oder wenn man die Versuchskolben nur schüttelt, wie das Ålvik und eine Reihe weiterer Forscher taten.

2. Die aus Punkt 1 hervorgehende Tatsache, daß bei ruhender Luft und ruhender Indikatorlösung kein Gleichgewicht zwischen dem CO_2-Gehalt der Versuchsluft und dem der Indikatorlösung hergestellt wird, ist dafür verantwortlich zu machen, daß bei Photosyntheseversuchen, ausgeführt mit Ålviks Methode, binnen kurzem ein akuter CO_2-Mangel im Versuchskolben eintritt, so daß die Versuchspflanze unter äußerst unnatürlichen Verhältnissen arbeiten muß.

3. Die bei der erwähnten Methode benutzten Versuchskolben weisen in der Mehrzahl der Fälle ein ganz eigenes, extremes Mikroklima auf, das dem außerhalb des Rezipienten keineswegs gleichgesetzt werden darf.

Diese drei ernsten Bedenken machen Ålviks Methode für die pflanzenökologische Forschung weitestgehend wertlos.

Literatur.

Ålvik, G.: Über Assimilation und Atmung einiger Holzgewächse im westnorwegischen Winter. Medd. Nr 22 fra Vestl. Forstl. Forsøkst., Bd. 6, H. 4. Bergen 1939. 266 S. — Aufdemgarten, H.: Zur Kenntnis der sogenannten Induktionsvorgänge bei der Kohlensäureassimilation. Planta (Berl.) **29**, 643—679 (1939). — Weitere Untersuchungen mit dem Gaswechselschreiber über die Kohlensäureassimilation. Planta (Berl.) **30**, 343—352 (1939/40). — Beljakoff, E.: Von den Schwankungen im Verlauf der Photosynthese. Planta (Berl.) **8**, 269—286 (1929). — Beljakoff, E.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäureassimilation bei zwei klimatischen Pflanzenrassen. Planta (Berl.) **11**, 727—764 (1930). — Bolas, B. D.: Methods for the study of assimilation and respiration in closed systems. New Phytologist **25**, 127—144 (1926). — Bonnier, G., et L. Mangin: Recherches sur la respiration et la transpiration des champignons. Ann. des Sci.

natur. Bot., 6. sér. **17**, 210 (1884). Zit. nach PALLADIN u. KOSTYTSCHEW, 1910, s. u. — BOONSTRA, A. E. H. R.: Die nichtkontinuierliche Assimilation der Laubblätter unter natürlichen Verhältnissen. Planta (Berl.) **10**, 108—119 (1930). — BOSIAN, G.: Assimilations- und Transpirationsbestimmungen an Pflanzen des Zentralkaiserstuhls. Z. Bot. **26**, 209—290 (1933/34). — BOYSEN JENSEN, P.: Über neue Apparate zur Messung der Kohlensäureassimilation, der Respiration, der Öffnungsweite der Spaltöffnungen und der Beleuchtungsstärke. Planta (Berl.) **6**, 456—472 (1928). — BROWN, A. H., A. O. C. NIER and R. W. VON NORMAN: Measurement of metabolic gas exchange with a recording mass spectrometer. Plant Physiol. **27**, 320—334 (1952). — BUTIN, H.: Physiologisch-ökologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Photosynthese der Flechten. Biol. Zbl. **73**, 459—502 (1954). — CARLBERG, J. J.: Bestämning av p_H-värdet i utspädda bikarbonatlösningar vid olika CO_2-tryck. Acta forest. fenn. **42** (1936), 81 S. — CARTELLIERI, E.: Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und von Pinus Cembra. Jb. wiss. Bot. **82**, 460—506 (1936). — CURTEL, G.: Recherches physiologiques sur la transpiration et l'assimilation pendant les nuits norvégiennes. Rev. gén. Bot. **2**, 7—16 (1890). — DENEKE, H.: Über den Einfluß bewegter Luft auf die Kohlensäureassimilation. Jb. wiss. Bot. **74**, 1—32 (1931). — ECKARDT, F.: Rapports entre la grandeur des feuilles et le comportement physiologique chez les xérophytes. Physiol. Plantarum (Copenh.) **5**, 52—69 (1952). — Transpiration et photosynthèse chez un xérophyte mésomorphe. Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 253—261 (1953). — EFFENBERGER, E.: Meßmethoden zur Bestimmung des CO_2-Gehaltes der Atmosphäre und die Bedeutung derartiger Messungen für die Biometeorologie und Meteorologie. 1. Teil, Meßmethoden. Ann. Meteorologie **3**, 321—328 (1950). — EGLE, K., u. A. ERNST: Die Verwendung des Ultrarotabsorptionsschreibers für die vollautomatische und fortlaufende CO_2-Analyse bei Assimilations- und Atmungsmessungen an Pflanzen. Z. Naturforsch. **4b**, 351—360 (1949). — EGLE, K., u. W. SCHENK: Die Anwendung des URAS in der Photosyntheseforschung. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 180—196 (1951). — Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei der Photosynthese der Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 75—105 (1952). — Der Einfluß der Temperatur auf die Lage des CO_2-Kompensationspunktes. Planta (Berl.) **43**, 83—97 (1953). — ELLEE, O.: Über die Kohlensäureassimilation der Flechten. Beitr. Biol. Pflanz. **26**, 250—288 (1939). — FARKAS, G. L.: Die toxische Wirkung einiger Zucker auf die Wurzeln der Pflanzen. Zuckerantagonismus. Biol. Zbl. **73**, 506—521 (1954). — GASSNER, G., u. G. GOEZE: Über den Einfluß der Kaliernährung auf die Assimilationsgröße von Weizenblättern. Ber. dtsch. bot. Ges. **50a**, 412—482 (1932). — GEIGER, M.: Studium zum Gaswechsel einer extremen Schattenpflanze (Aspidistra) und zur Methodik der Gaswechselversuche. Jb. wiss. Bot. **67**, 635—701 (1928). — GEIGER, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig 1950. — HARDER, R., P. FILZER u. A. LORENZ: Über Versuche zur Bestimmung der Kohlensäureassimilation immergrüner Wüstenpflanzen während der Trockenzeit in Beni Unif. Jb. wiss. Bot. **75**, 45—194 (1932). — HOLDHEIDE, W., B. HUBER u. O. STOCKER: Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Assimilationsgröße von Landpflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 168—188 (1936). — HUBER, B., u. H. POLSTER: Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stofferzeugung von Pappelklonen. Biol. Zbl. **74**, 370—420 (1955). — JACCARD, P.: Unaufgeklärte Schwankungen in der nächtlichen CO_2-Abgabe bei höheren Pflanzen. Planta (Berl.) **19**, 713—728 (1933). — JOHANSSON, N.: Ökologische Studien über den Gasaustausch einiger Landpflanzen. Sv. bot. Tidskr. **20**, 107—236 (1926). — JUMELLE, H.: Recherches physiologiques sur les lichens. Rev. gén. Bot. **4**, 49—64, 103—121, 159—175, 220—231, 259—272, 305—320 (1892). — KALLE, K.: Eine

einfache Schnellmethode zur Bestimmung der Luftkohlensäure nach Y. Kauko. Ann. Hydrogr. u. maritimen Meteorologie **65**, 212—214 (1937). — Kauko, Y.: Zur Kenntnis des Systems Base-Kohlensäure-Wasser in verdünnten Lösungen. Ann. Acad. Sci. fenn., Ser. A **39** (1934a). — Zur Bestimmung der Kohlensäure in der Luft mit Hilfe von p_H-Messungen. Angew. Chem. **47**, 164—167 (1934b). — Ein Apparat zur potentiometrischen Bestimmung der Luftkohlensäure. Z. angew. Chem. **48**, 539—540 (1935). — Kauko, Y., u. J. Carlberg: Praktische Ausführung der Kohlensäurebestimmung in Gasgemischen mit Hilfe von p_H-Messungen. Z. analyt. Chem. **102**, 393—407 (1935). — Kostytschew, S.: Studien über Photosynthese. III. Findet eine Kohlensäureassimilation während der Sommernächte in der subarktischen Region statt? Ber. dtsch. bot. Ges. **39**, 334—338 (1921). — Kostytschew, S., K. Bazyrina u. W. Tschesnokow: Untersuchungen über die Photosynthese der Laubblätter unter natürlichen Verhältnissen. Planta (Berl.) **5**, 696—724 (1928). — Kostytschew, S., M. Kudriawzewa, W. Moissejewa u. M. Smirnowa: Der tägliche Verlauf der Photosynthese bei Landpflanzen. Planta (Berl.) **1**, 679—699 (1926). — Krause, W.: Über den Einfluß winterlicher Bewässerung auf Bergwiesen des Schwarzwaldes. Z. Acker- und Pflanzenbau **97**, 185—202 (1953). — Kurbatov, M. I., u. N. D. Leonov: Über den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der Keimlinge von *Phaseolus aureus*. Planta (Berl.) **12**, 147—167 (1931). — Lange, O. L.: Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. Flora (Jena) **140**, 39—97 (1953). — Long, W. A. de, I. H. Beaumont and J. J. Willaman: Respiration of appletwigs in relation to winter hardiness. Plant Physiol. **5**, 509—534 (1930). — Lundegårdh, H.: Neue Apparate zur Analyse des Kohlensäuregehalts der Luft. Biochem. Z. **131**, 109—115 (1922). — Maximow, N. A., u. T. A. Krassnosselsky-Maximow: Schwankungen im Verlauf der Photosynthese. Ber. dtsch. bot. Ges. **46**, 383—391 (1928). — McAlister, E. D.: Spectrographic method for determining the carbon dioxide exchange between an organism and its surroundings. Plant Physiol. **12**, 213—215 (1937). — Osterhout, W. J. V.: A method of studying respiration. J. Gen. Physiol. **1**, 17—22 (1918/19). — Paech, K., u. W. Simonis: Übungen zur Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. In Pflanzenphysiologische Praktika, Bd. 1. Berlin 1952. — Palladin, W., u. S. Kostytschew: Methoden zur Bestimmung der Atmung der Pflanzen. In Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden, herausgeg. von E. Abderhalden, Bd. 3/1, S. 479—515. 1910. — Pisek, A., u. W. Tranquillini: Assimilation und Kohlenstoffhaushalt in der Krone von Fichten- (Picea excelsa Link.) und Rotbuchenbäumen (Fagus silvatica L.). Flora (Jena) **141**, 237—270 (1954). — Sachs, J.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Ernährungstätigkeit der Blätter. Arb. bot. Inst. Würzburg **3**, 1—33 (1888). — Sajaniemi, I. K.: Ilman hiilihapan määrääminen. Zur Bestimmung der Kohlensäure in der Luft. Acta forest. fenn. **42** (1936), 11 S. — Sauberer, F.: Versuche über spektrale Messungen der Strahlungseigenschaften von Schnee und Eis mit Photoelementen. Meteorol. Z. **55**, 250—255 (1938). — Schanderl, H.: Untersuchungen über die Photosynthese einiger Rebsorten, speziell des Rieslings, unter natürlichen Verhältnissen. Wiss. Arch. Landwirtsch., Abt. A **3**, 529—560 (1930). — Scheffer, T. C.: Relation of temperature and time to carbon dioxide production and growth in continuously aerated malt-agar cultures of Polystictus versicolor. Plant Physiol. **11**, 535—564 (1936). — Semichatova, O. A., u. T. P. Štanko: Ein Versuch, C^{14} zur Erforschung des Atmungsstoffwechsels bei verschiedenen Temperaturen heranzuziehen. Bot. Ž. **40**, 359—365 (1955). — Stålfelt, M. G.: Die Spaltöffnungsweite als Assimilationsfaktor. Planta (Berl.) **23**, 715—759 (1935). — Thomas, M. D., R. H. Hendricks and G. R. Hill: Apparent equilibrium between photosynthesis and respiration in an unrenewed atmosphere. Plant Physiol. **19**, 370—376 (1944). — Thomas, M. D., and G. R. Hill: The continuous measurement of photo-

synthesis, respiration, and transpiration of alfalfa and wheat growing under field conditions. Plant Physiol. **12**, 285—307 (1937). — Tranquillini, W.: Über den Einfluß von Übertemperaturen der Blätter bei Dauereinschluß in Kuvetten auf die ökologische CO_2-Assimilationsmessung. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 191—204 (1954). — Umbreit, W. W., R. H. Burris and J. F. Stauffer: Manometric techniques and tissue metabolism. Minneapolis 1949. — Wager, H. G.: On the respiration and carbon assimilation rates of some arctic plants as related to temperature. New Phytologist **40**, 1—19 (1941). — Waller, I. C.: The katharometer as an instrument for measuring the output and intake of carbon dioxide by leaves. New Phytologist **25**, 109—118 (1926). — Walter, H.: Über die Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen. Ber. dtsch. bot. Ges. **62**, 47—50 (1944—1949). — Yoshii, Y.: Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der Kohlensäureassimilation bei Bohnen. Planta (Berl.) **5**, 681—696 (1928). — Zacharowa, T. M., Über den Gasstoffwechsel der Nadelholzpflanzen im Winter. Planta (Berl.) **8**, 68—84 (1929). — Zalenskij, O. V., V. L. Vosnesenskij, M. M. Ponomareva i T. P. Štanko: Der Einfluß der Temperatur auf den Stoffwechsel des bei der Photosynthese absorbierten Kohlenstoffisotops C^{14}. Bot. Ž. **40**, 347—358 (1955). — Zeller, O.: Über Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen. Planta (Berl.) **39**, 500—526 (1951).

Dr. Burkhard Frenzel, Bonn, Meckenheimer Allee 170, Botanisches Institut.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach Jansen" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Namen von Zwillingsautoren werden im Text der Verdeutlichung wegen durch „u." statt durch „und" verbunden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Kolorimetrie, Photometrie und Spektrometrie

Eine Anleitung zur Ausführung von Absorptions-, Emissions-, Fluorescenz-, Streuungs-, Trübungs- und Reflexionsmessungen

Von **Gustav Kortüm.** (Anleitungen für die chemische Laboratoriumspraxis. Herausgegeben von H. Mayer-Kaupp, Heidelberg, Band II). Dritte, neubearbeitete Auflage. Mit 186 Abbildungen. VIII, 458 Seiten 8°. 1955. Ganzleinen DM 36.—

Inhaltsübersicht: Allgemeine Grundlagen. — Hilfsmittel für optische Untersuchungen. — Visuelle Methoden. — Lichtelektrische Methoden. — Thermoelektrische Methoden. — Photographische Methoden. — Anwendungsbeispiele. — Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Enzymologie

Eine Darstellung für Chemiker, Biologen und Mediziner

Von Privatdozent Dr. **Otto Hoffmann-Ostenhof**, I. Chemisches Laboratorium der Universität Wien. Mit 44 Textabbildungen. XVI, 722 Seiten Gr.-8°. 1954. (W). Ganzleinen DM 112.—

Kapitelübersicht: Einleitung mit Übersicht über die enzymologische Literatur. — Historischer Überblick über die Entwicklung der Enzymologie. — Die eigentliche Chemie der Enzyme; die Enzyme als Eiweißstoffe. — Die Isolierung, Konzentrierung und Reinigung von Enzymen. — Coenzyme und enzymatische Komplemente. — Anorganische Komplemente. — Die Enzyme als Katalysatoren; die Kinetik der Enzymwirkungen. — Die analytische Verfolgung enzymatischer Reaktionen mit Abschnitten über enzymatische Histochemie und Methoden zur Lokalisierung der Enzyme in der Zelle. — Die Spezifität, die Einteilung und die Nomenklatur der Enzyme. — Vorkommen und Konzentration der Enzyme im biologischen Material. — Enzymbildung und Enzymabbau. — Faktoren, die für die Bildung der individuellen fermentativen Ausrüstung der Organismen verantwortlich sind. — Die Ausbildung der tatsächlichen fermentativen Ausrüstung der Einzelzellen; die induzierte Fermentbildung. — Effektoren der Enzymwirkung. — Thermodynamische Betrachtungen mit Abschnitten über Reversibilität der Enzymwirkung, Biosynthese energiereicher Verbindungen, energiereiche Phosphatbindung, Verwertung der Bindungsenergie. — Carbonsäureesterasen. — Esterasen, welche Ester anorganischer Säuren hydrolysieren, mit Abschnitten über Schwefelsäureesterasen (Sulfatasen), Phosphoesterasen und Nucleasen. — Glykosidasen. I. Oligosaccharidasen. II. Polysaccharidasen. — Amidasen. — Peptidasen (proteolytische Fermente) mit einem Abschnitt über die Biosynthese der Proteine. — Enzyme, die an der Blutgerinnung beteiligt sind. — Polyphosphatasen. — Kleinere Gruppen der Hydrolasen. — Transmethylasen und verwandte Enzyme. — Transacylasen und verwandte Enzyme mit einem Abschnitt über Coenzym A. — Transglykosylasen. — Transaminasen mit einem Abschnitt über den Ornithinzyklus. — Transphosphatasen mit einem Abschnitt über das Adenylsäuresystem. — Kleinere Gruppen der Transferasen. — Enzyme und die biologische Oxydation. — Anaerobe Transhydrogenasen mit bekannter Substratspezifität (Pyridinnucleotidspezifische Transhydrogenasen mit einem Abschnitt über Pyridinnucleotide. — Anaerobe Transhydrogenasen mit unvollkommen bekannter Substratspezifität. — Aerobe Transhydrogenasen mit einem Abschnitt über Flavinnucleotide.—Anaerobe Transelektronasen mit Abschnitten über Diaphorasen, Cytochrome und Nitratreductasen. — Oxydasen (aerobe Transelektronasen) mit Abschnitten über Cytochromoxydasen, Phenoloxydasen u. a. — Katalasen und Peroxydasen. — Noch nicht klassifizierbare Oxydoreductasen und Oxydoreductasesysteme. — Ketosäuredecarboxylasen, verwandte Enzyme und Enzymsysteme mit Abschnitten über Thiaminpyrophosphat und Lipoinsäure. — Aminosäuredecarboxylasen mit einem Abschnitt über Pyridoxal-5′-phosphat. — Triosephosphat-lyasen (Aldolasen). — Hydratasen und Dehydratasen. — Kohlenstoff-Stickstoff- und Kohlenstoff-Schwefel-lyasen und -syntheasen. — Hydrogenasen und Hydrogenlyasen. — Isomerasen und Racemasen. — Das Zusammenwirken der Enzyme, mit theoretischen Abschnitten sowie Abschnitten über die Glykolyse, die alkoholische Gärung, den Citronensäurezyklus, den Fettsäurezyklus und andere wichtige Stoffwechselvorgänge.

SPRINGER-VERLAG / WIEN

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.